

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

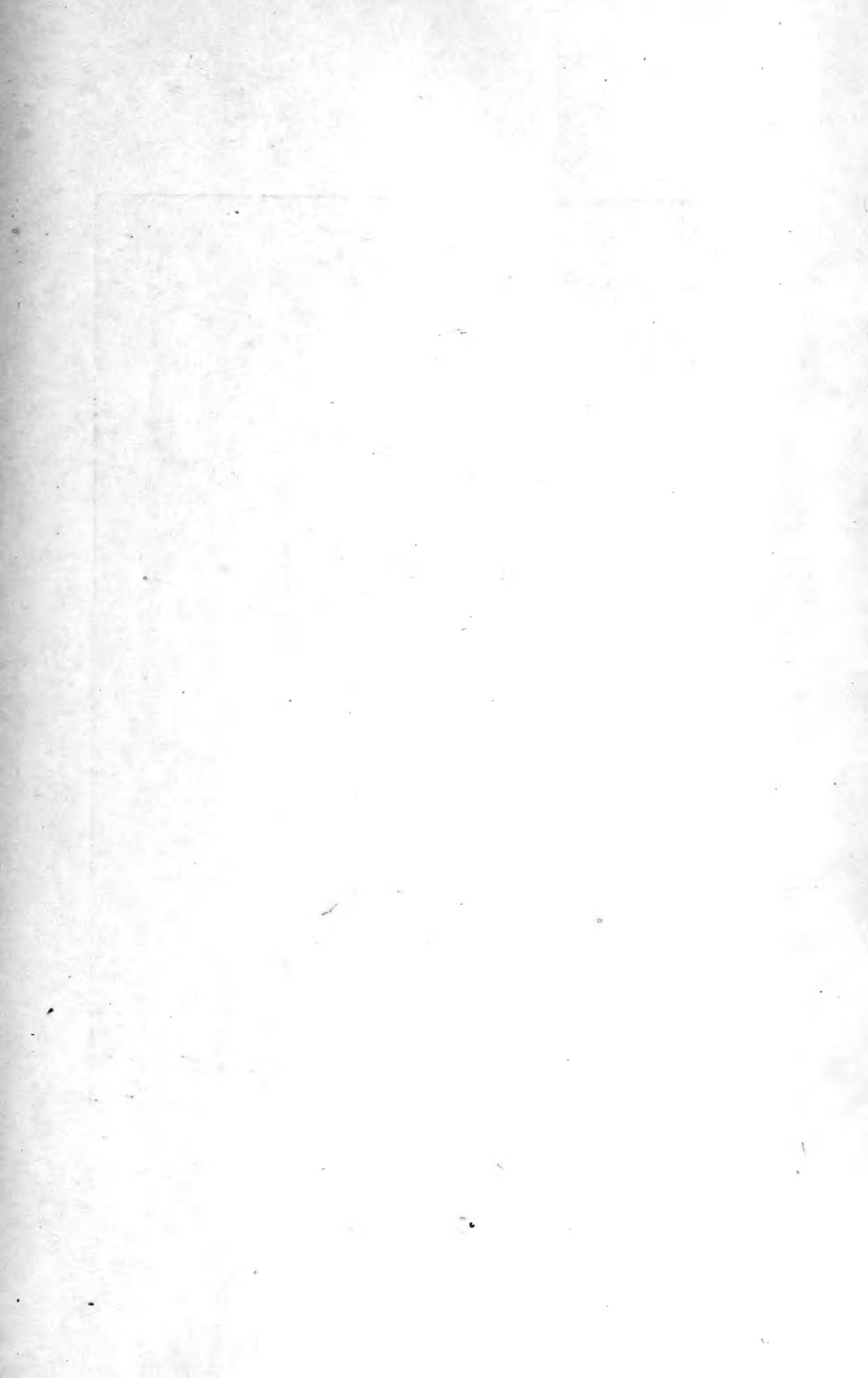
OF THE

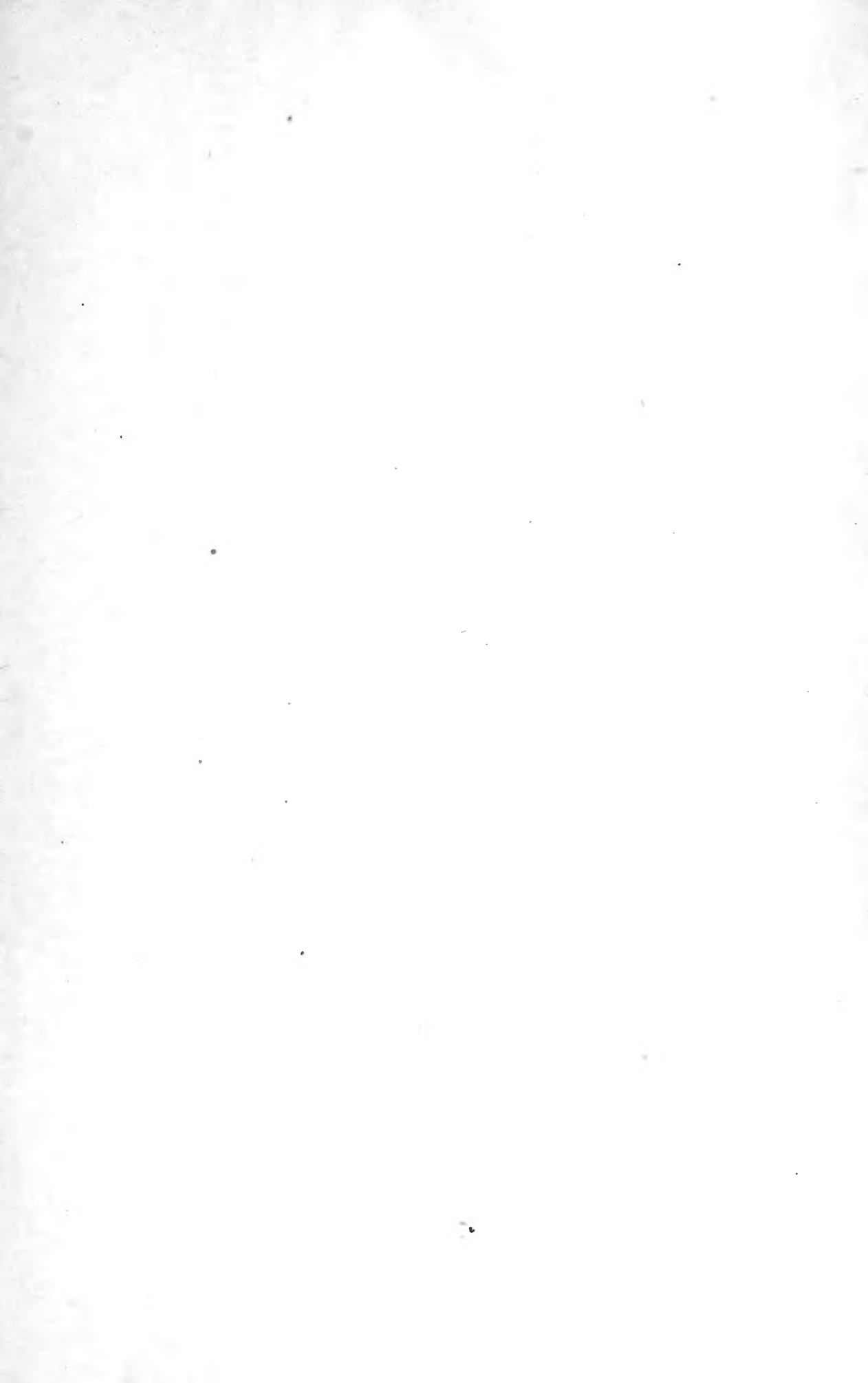
MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

6692.

Exchange.

July 19, 1906 - February 2, 1907.







Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Einundvierzigster Band.

Neue Folge, Vierunddreissigster Band.

Mit 32 Tafeln, 102 Abbildungen im Texte, 9 Kurven
und 2 anatomischen Zeichnungen.



Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1906.

09.
32 Hets N

Alle Rechte vorbehalten.

I n h a l t.

	Seite
FERNANDEZ, MIGUEL, Zur Kenntniss des Pericardkörpers einiger Ascidien. Mit Tafel I	1
MARCINOWSKI, KATI, Zur Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes bei Amphibien. Mit Tafel II—VI und 17 Figuren im Text	19
JACUBOWA, LYDIA, Polycladen von Neu-Britannien und Neu- Caledonien. Mit Tafel VII—XI	113
HALLER, B., Ueber das Nephrogonocölon von Fissurella, Na- cella und Chiton. Mit Tafel XII und XIII und 6 Figuren im Text	159
ROEWER, CARL-FRIEDRICH, Beiträge zur Histogenese von Cer- cariaeum helcis. Mit Tafel XIV u. XV und 5 Figuren im Text	185
BONNEVIE, KRISTINE, Untersuchungen über Keimzellen. I. Beob- achtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Mit Tafel XVI—XXIII und 10 Figuren im Text . . .	229
FRANZ, V., Beobachtungen am lebenden Selachierauge. Mit 10 Figuren im Text	429
KANNGIESSER, FRIEDERICH, Einiges über Alter und Dicken- wachstum von Jenenser Kalksträuchern. Mit 9 Kurven und 2 anatomischen Zeichnungen	472
LECCO, THOMAS M., Das Ganglion ciliare einiger Carnivoren. Ein Beitrag zur Lösung der Frage über die Natur des Ganglion ciliare. Mit 18 Figuren im Text	483
OEDER, REINHARD, Die Entstehung der Munddrüsen und der Zahnleiste der Anuren. Mit Tafel XXIV und XXV und 14 Figuren im Text	505

	Seite
LUBOSCH, WILHELM, Ueber das Kiefergelenk der Monotremen. (Zweite Folge einer Reihe von Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Gelenke.) Mit Tafel XXVI —XXIX und 5 Figuren im Text.	549
KÜKENTHAL, W., Beiträge zur Anatomie eines weiblichen Go- rilla	607
GRABOWSKY, F., Beitrag zur Biologie des Gorilla. Mit Tafel XXX	608
HEINE, Das Auge des Gorilla. Mit Tafel XXXI.	612
STAHR, HERMANN, Ueber die Zungenpapillen des Breslauer Gorillaweibchens. Mit 16 Figuren im Text	618
GERHARDT, ULRICH, Die Morphologie des Urogenitalsystems eines weiblichen Gorilla. Mit Tafel XXXII und 1 Figur im Text	632

6692

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Einundvierzigster Band.

Neue Folge, Vierunddreissigster Band.

Erstes und zweites Heft.

Mit 15 Tafeln und 28 Figuren im Text.

Inhalt.

FERNANDEZ, MIGUEL, Zur Kenntniss des Pericardkörpers einiger Ascidien.
Hierzu Tafel I.

MARCINOWSKI, KATI, Zur Entstehung der Gefässendothelien und des Blutes
bei Amphibien. Hierzu Tafel II—VI und 17 Figuren im Text.

JACUBOWA, LYDIA, Polycladen von Neu-Britannien und Neu-Caledonien.
Hierzu Tafel VII—XI.

HALLER, B., Ueber das Nephrogonocölon von Fissurella. Nacella und
Chiton. Hierzu Tafel XII u. XIII und 6 Figuren im Text.

ROEWER, CARL-FRIEDRICH, Beiträge zur Histogenese von Cercariaeum
helicis. Hierzu Tafel XIV u. XV und 5 Figuren im Text.

Preis: 25 Mark.

J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer.

1906.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf

dem Dampfer „Valdivia“ 1898–1899. Im Auftrage des Reichsamtes des Innern
herausgeg. von **Carl Chun**, Professor d. Zoologie in Leipzig, Leiter der Expedition.

Bisher erschienen:

Bd. I.

Dr. Gerhard Schoff, Ozeanographie und maritime Meteorologie. Im Auftrage
des Reichs-Marineamts bearbeitet. Mit einem Atlas von 40 Tafeln (Karten, Pro-
filen, Maschinenzeichnungen u. s. w.), 26 Tafeln (Temperatur-Diagrammen) und
35 Figuren im Text. Preis für Text und Atlas 120 Mark.

Bd II, I. Teil, Lief I.

H. Schenck, I. Vergleichende Darstellung der Pflanzengeographie der sub-
antarktischen Inseln, insbesondere über Flora und Vegetation von Kerguelen.
Mit Einfügung hinterlassener Schriften A. F. W. Schimpers. Mit 11 Tafeln
und 33 Abbildungen im Text. II. Ueber Flora und Vegetation von St. Paul
und Neu-Amsterdam. Mit Einfügung hinterlassener Berichte A. F. W.
Schimpers. Mit 5 Tafeln und 14 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 50 M.,
Vorzugspreis: 40 M.

Bd. III.

Prof. Dr. Ernst Vanhöffen, Die acraspeden Medusen der deutschen Tiefsee-
Expedition 1898–1899. Mit Tafel I–VIII. — Die craspedoten Medusen der
deutschen Tiefsee-Expedition 1898–1899. I. Trachymedusen. Mit Tafel IX–XII.
Einzelpreis: 32,— M., Vorzugspreis für Abnehmer des ganzen Werkes 25,— M.

Dr. phil. L. S. Schultze, Die Antipatharien der deutschen Tiefsee-Expedition
1898–1899. Mit Tafel XIII u. XIV und 4 Abbild. im Text. Einzelpreis:
5,— M., Vorzugspreis: 4,— M.

Dr. phil. Paul Schacht, Beiträge zur Kenntnis der auf den Seychellen
lebenden Elefanten-Schildkröten. Mit Tafel XV–XXI. Einzelpreis: 16,— M.,
Vorzugspreis: 13,— M.

Dr. W. Michaelsen, Die Oligochäten der deutschen Tiefsee-Expedition nebst
Erörterung der Terricolenfauna oceanischer Inseln, insbesondere der Inseln
des subantarktischen Meeres. Mit Tafel XXII und 1 geographischen Skizze.
Einzelpreis: 4,— M., Vorzugspreis: 3,50 M.

Joh. Thiele, *Proneomenia Valdiviae* n. sp. Mit Tafel XXIII. Einzelpreis:
3,— M., Vorzugspreis: 2,50 M.

K. Möbius, Die Pantopoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898–1899. Mit
Tafel XXIV–XXX. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 12,50 M.

Günther Enderlein, Die Landarthropoden der von der Tiefsee-Expedition
besuchten antarktischen Inseln. I. Die Insekten und Arachnoiden der Ker-
guelen. II. Die Landarthropoden der antarktischen Inseln St. Paul und
Neu-Amsterdam. Mit 10 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis:
17 M., Vorzugspreis: 15 M.

Bd. IV.

Prof. Fr. E. Schulze, Hexactinellidae. Mit einem Atlas von 52 Tafeln. Preis:
120 Mark.

Bd. V, Lief. I.

Johannes Wagner, Anatomie des *Palaeopneustes niasicus*. Mit 8 Tafeln und
8 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 20,— M., Vorzugspreis: 17 Mark.

Bd. VI.

Franz Doflein, Brachyura. Mit 58 Tafeln, 1 Texttafel und 68 Figuren und
Karten im Text. Preis: 120 Mark.

Bd. VII.

v. Martens und Thiele, Die beschaltten Gastropoden der deutschen Tiefsee-
Expedition 1898–1899. A. Systematisch-geographischer Teil. Von Prof.
v. Martens. B. Anatomisch-systematische Untersuchungen einiger Gastro-
poden. Von Joh. Thiele. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzel-
preis: 32 M., Vorzugspreis: 26 M.

Dr. W. Michaelsen, Die stolidobranchiaten Ascidien der deutschen Tiefsee-
Expedition. Mit Tafel X–XIII. Einzelpreis: 13,— M., Vorzugspreis: 11,— M.

Dr. Emil von Marenzeller, Steinkorallen. Mit 5 Tafeln. Einzelpreis: 16 M.,
Vorzugspreis: 12 M.

Franz Ulrich, Zur Kenntnis der Luftsäcke bei *Diomedea exulans* und *Diomedea*
fuliginosa. Mit Tafel XIX–XXII. Einzelpreis: 9,— M., Vorzugspreis: 7,50 M.

Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.

Zur Kenntnis des Pericardkörpers einiger Ascidien.

Von

Miguel Fernandez.

Hierzu Tafel I.

HELLER fand im Pericard von *Ciona intestinalis* ziemlich regelmäßig einen rundlichen oder mit mehreren Fortsätzen versehenen Körper, welcher, da er frei in der Pericardhöhle flottiert, sich bei Herzkontraktionen zwischen den beiden Herzschenkeln auf und ab bewegt. Er war fest, von graulich-weißer oder gelblicher Farbe. Bei *Ascidia fumigata* beschrieb der Autor einen runden, schwarzen Körper aus lamellosen, konzentrischen Schichten aufgebaut, die „wie Häute einer Zwiebel übereinander gelagert sind“, welcher aber, im Gegensatz zu dem der *Ciona*, nicht im Pericard, sondern in einer Anschwellung am oberen Herzende liegen soll. Eine ähnliche Anschwellung beobachtete er nachträglich bei einigen Exemplaren von *Ascidia mentula*.

ROULE fand außer dem Pericardkörper (*corps blanchâtre*, ROULE) in der Pericardflüssigkeit noch mannigfache Einzelzellen, durch deren Zusammenballen der Körper selbst entstehen soll.

HEINE untersuchte den Pericardkörper vor allem histologisch genauer. Er beschrieb ihn als ein nur streckenweise von membranartigen Ausbreitungen umgebenes Gebilde, in dessen Innern größere, fast zellenfreie Hohlräume vorkommen. Auch er glaubt, daß der Körper aus den frei im Pericard flottierenden Zellen sich bilde.

SEELIGER nimmt in allen Punkten die Ergebnisse HEINES, dessen Arbeit unter seiner Leitung entstanden ist, an. Daher müssen nur die Ausführungen ROULES und HEINES am Eingang der entsprechenden Abschnitte detailliert wiedergegeben und diskutiert werden.

Ich selbst habe den Körper bei *Ciona*, *Ascidia cristata* und *Ascidia fumigata* untersucht. Von allen 3 Arten besaß ich in Chromessigsäure konserviertes Material, von *Asc. fumigata* auch noch mit Sublimat behandeltes, von *Ciona* solches, das mit Sublimat und solches, das mit FLEMMINGScher Lösung fixiert war. Die Objekte wurden entweder mit der Doppeleinbettung unter Verwendung von Cedernholzöl nach JORDAN behandelt, oder es wurden die Paraffinschnitte vor der Weiterbehandlung mit einer Photoxylinschicht bedeckt, so daß Verschiebungen freier Körperchen oder Wegschwimmen solcher ziemlich ausgeschlossen sein dürfte.

Ciona intestinalis.

I. Freie Pericardialelemente. Da nach der von ROULE und auch von HEINE vertretenen Ansicht der Pericardkörper aus den frei im Pericard vorkommenden zelligen Elementen sich aufbaut, mögen dieselben zuerst behandelt werden.

Nach ROULES Beobachtungen sollen diese Zellen bald einzeln, bald zu kleinen Haufen zusammengeballt vorkommen, sich ziemlich schlecht färben und mit kleinen, stark lichtbrechenden Körnchen angefüllt sein. Sie sollen absterben, wobei die Körnchen verschwinden und der Raum innerhalb der übrigbleibenden Zellwand sich mit einer hyalinen Flüssigkeit anfüllt, während die Zelle deformiert werden kann. Außer dieser Zellart fand ROULE noch viel größere, mit groben Körnern angefüllte Elemente sehr veränderlicher Form, die der Teilung fähig sein sollen.

Bei einem noch nicht völlig ausgewachsenen Tier (ca. 8 cm Länge) fand ich folgende Hauptformen von freien Pericardzellen vor (Fig. 1):

I. Kleine Zellen, ähnlich den kleinen Amöbocyten des Blutes (Fig. 1a) (entsprechen vielleicht ROULES Fig. 60a u. b).

II. Aehnliche Zellen, mit einer großen Vakuole (oder einigen wenigen) der das Plasma sichelförmig aufsitzt (Fig. 1f).

III. Große, anscheinend amöboide Zellen, mit kleineren oder größeren Granula oder beiden Granulaarten (Fig. 1b). Um den meist schwarzen Kern findet sich sehr häufig ein heller Hof mit scharfer äußerer Grenze. Der Kern sendet an den äußeren Rand des Hofes spitze, ebenfalls schwarz gefärbte Fortsätze. Die größeren Granula dieser Zellen färben sich mit Kernfarbstoffen durchaus dunkel. (Entsprechen vielleicht ROULES Fig. 60c u. d.)

IV. Große runde, oder anders geformte Gebilde mit hellem granulosem Plasma (Fig. 1c), in dem aber außerdem sehr große granulaartige Einschlüsse vorkommen, welche stets von einem hellen Hof umgeben sind; sie färben sich mit Eisenhämatoxylin so schwarz wie Kerne und sind dann von ihnen nur schwer zu unterscheiden, höchstens noch dadurch, daß die Kerne, wie überhaupt bei Pericardkörperchen ein knolliges Aussehen besitzen. Karmin dagegen färbt die Kerne gleichförmig leuchtend rot, während die Einschlüsse hellkarmoisinrot erscheinen.

Auch die Kerne der Zellen IV sind von hellen Höfen umgeben und mit der Peripherie derselben durch dunkle, vom Kern ausgehende, Strahlen verbunden. Man könnte versucht sein, das hier als Kern Bezeichnete als Nucleolus zu betrachten und den hellen Hof als den mit Kernsaft angefüllten Kern selbst. Hiergegen scheint mir zu sprechen, daß, wie soeben beschrieben, um alle größeren Einschlüsse ebenfalls solche hellen Räume vorhanden sind.

Die Kerne aller Zellarten im Pericard waren bei diesem Exemplar bei Eisenhämatoxylinpräparaten schwarz oder einfarbig dunkel; sie zeigten bei dieser Behandlung ebensowenig wie mit Karmin irgend eine Struktur. (Bei einer anderen mit FLEMMING'scher Lösung fixierten *Ciona* dagegen war nur ein Teil der Kerne derartig gefärbt, ein anderer wies hellere, etwas blasige Kerne, ebenfalls von geringer Größe, auf.)

V. Große Plasmamassen, in denen Zellen eingeschlossen liegen, also phagocytärer Funktion (Fig. 1e).

Ueber die Lage der freien Zellen im Pericard ist nicht viel auszusagen: sie sind darin frei beweglich; man findet sie bald hier bald dort, meistens in kleineren Gruppen. Wenn sie auch öfter der Pericard- als der Herzwand anliegen, so rührt dies wohl daher, daß die Herzwand in steter Bewegung, die Pericardwand dagegen relativ ruhig ist.

Wie sind nun diese Zellen ins Pericard gelangt? ROULE gibt darauf zwei Antworten: 1) Sollen, als die larvale Leibeshöhle (der Autor macht keinen scharfen Unterschied zwischen primärer und sekundärer Leibeshöhle) sich in Bindegewebslakunen differenzierte, einige nicht zum Aufbau der Gewebe gebrauchte Zellen das Blut gebildet und andere in der allgemeinen Leibeshöhle zurückgeblieben und unter anderem auch zu frei im Pericard flottierenden Elementen geworden sein. 2) Sollten, weil sich beim Erwachsenen viel mehr Elemente im Pericard finden, als beim

jugendlichen Tier und weil eine vollkommene Aehnlichkeit vorhanden sei zwischen den Elementen in der Pericardhöhle einerseits und dem Pericardepithel sowie den protoplasmatischen Teilen der Epithelzellen des Herzens („endothélium interne du péricarde et externe du coeur“) andererseits, die Zellen dieser Epithelien in die Pericardhöhle fallen, sich abrunden und ihre Lebensfähigkeit verlieren. Diese Ansicht will ROULE dadurch stützen, daß der Pericardkörper um so größer werde, je älter das Tier sei und nur durch Hinzutreten neuer Elemente wachsen könne, da die meisten seiner Zellen — alle mit Ausnahme der großen, grobgekörnnten — der Vermehrung unfähig seien.

HEINE stimmt dieser letzteren Erklärung als der seiner Ansicht nach wahrscheinlichsten bei. Gerade diese aber scheint mir ziemlich unbegreiflich, und eine Diskussion derselben ist wohl um so weniger nötig, als es durchaus unverständlich ist, wie eine hochdifferenzierte Plattenepithelzelle oder gar der Sarkoplasma- teil samt Kern einer Muskelepithelzelle, wenn er ins Pericardlumen gefallen ist, sich abkugeln und eine der oben beschriebenen Formen annehmen sollte. — Ob aber Bruchstücke von Pflaster- epithelzellen des Pericards nicht doch ins Lumen fallen können, ist bei der großen Anzahl zerfallener Elemente, die sich in ihm finden, nicht auszuschließen. Früher (1904) habe ich beim Pericardepithel der Salpen Stellen beschrieben, an welchen Epithelzellen „herausgefallen“ waren, doch erscheint es mir in dem Falle eher wahrscheinlich, daß die Zellen erst bei der Präparation herausgefallen sind, als daß dies schon während des Lebens des Tieres geschehen wäre. Wenn aber ein solches „Herausfallen“ während des Lebens der Ascidien stattfinden sollte, so könnten dadurch niemals ganze Pericardzellen, sondern höchstens Bruchstücke von solchen in die Pericardhöhle gelangen. Demgegenüber scheint mir gerade die von HEINE ausdrücklich abgewiesene Ansicht, daß es sich um Blutzellen handelt, die vermöge ihrer amöboiden Beweglichkeit durch die Pericardwand gedrungen sind, viel wahrscheinlicher. Ich halte die Elemente für Blutzellen, wie sie aber ins Pericard gelangen, kann erst weiter unten erörtert werden.

Vergleicht man die freien Pericardkörperchen allerdings mit den Blutkörperchen, wie sie von CUÉNOT beschrieben wurden und wie ich sie aus dem Herzen in Fig. 2 von demselben Präparate, dem die Pericardkörperchen entstammen, nochmals abbilde, so wird man wohl nicht viel Aehnlichkeit finden, abgesehen von der-

jenigen, die Fig. 1a mit kleinen Amöbocyten besitzt. Die Kerne der Blutkörperchen sind vor allem auch auf den Präparaten, deren Pericardkörperchen keine Kernstruktur zeigen, stets mit deutlichem Chromatinnetz versehen. Ihre Granula färben sich bei Eisenhämatoxylin-Erythrosin rot; dunkel gefärbte (im fixierten Zustande grünlich-gelbe) Einschlüsse, die in den Amöbocyten nur in der Einzahl oder zu sehr wenigen zusammen vorkommen, finden sich wohl auch in den Blutzellen, jedoch anscheinend häufiger in denen der Gefäße als des Herzens. Jedenfalls existiert für die Zellen IV (Fig. 1c) nichts Aehnliches im Blut, und auch die Zellen III Fig 1b, d sind den grobgranulierten Blutzellen durchaus unähnlich.

Man kann aber erweisen, daß ROULES erste Ansicht trotzdem nicht zutreffend ist. Bei einer *Ciona* von 2—3 mm Länge nämlich fand ich noch gar keine Elemente im Pericard vor; bei einer anderen von ca. 3 mm nur ein Körperchen von dem ich nicht mit Sicherheit behaupten kann, es sei ein Pericardkörperchen, da es sich nur schlecht gefärbt hatte. HEINE sagt zwar, daß er bei einem Tier von 2,5 mm der Pericardwand anliegende Zellhäufchen gesehen habe; aber die Histologie derselben war nicht zu ermitteln, so daß deren Natur immerhin zweifelhaft bleibt. Wären es aber auch Pericardkörperchen gewesen, so ist doch sehr wohl möglich, daß bei diesem Exemplar schon Körperchen ins Pericard gelangt waren, während sie bei den hier betrachteten noch fehlten, dies ist um so eher möglich, als ja auch bei gleich großen älteren Tieren die Ausbildung des Pericardkörpers und die Menge der freien Elemente so außerordentlich stark schwankt. Auch ist die Altersbestimmung durch Längenangabe stets sehr unsicher, wegen der verschieden starken Kontraktion der Tiere beim Fixieren. — Auch bei einer *Ciona* von ca. 5 mm nämlich fand ich nur zwei Elemente im ganzen Pericard, dessen sämtliche Schnitte genau daraufhin untersucht wurden. Diese beiden Körperchen unterschieden sich nun in nichts von Blutkörperchen desselben Tieres. Aus den obigen Befunden halte ich daher den Schluß für berechtigt, daß die Pericardhöhle der *Ciona* anfangs zellenfrei ist und daß später darin vorkommende Elemente von außen hineingelangt sind. Hierfür, und zwar dafür, daß es sich um Blutkörperchen handelt, die irgendwie hinein gelangen, sprechen auch die folgenden Befunde.

Bei einer *Ciona* von 15 mm zählte ich bereits an 300 freie Pericardkörperchen — abgesehen von den Elementen des hier be-

reits vorhandenen Pericardkörpern selbst. Sie lagen öfters in Häufchen zusammen und man konnte darunter alle Formen der Blutkörperchen (dieser Altersstufe) und keine anderen finden. Sie waren alle mit großen deutlichen Kernen ausgestattet (Fig. 4). Daß sie abgelöste Pflasterepithelzellen des Pericards, oder umgewandelte Epithelmuskelzellen des Herzens sind, ist nicht vorstellbar, denn beide Zellarten sind auf diesem Stadium bereits durchaus typisch ausgebildet und von ihnen durchaus verschieden. Es kann sich also weder um die eine noch die andere Zellart handeln, und von allen übrigen Zellarten kommen nur die Blutkörperchen in Frage. Auch bei einem ca. 22 mm langen Tiere, das wegen der Sublimatkonservierung sehr schön gefärbte Bilder ergab, waren die Blut- und die Pericardkörperchen, wie man aus dem Vergleich von Fig. 3 A und 3 B sieht, noch durchaus gleichartig, sogar bis in alle Einzelheiten der Färbung; so z. B. waren die Kerne aller Elemente gleichartig hell, und die Einschlüsse der Zellen *d* durch das Erythrosin leuchtend rot gefärbt. Auf allen diesen Stadien kommen also die später so typisch ausgebildeten Formen III und besonders IV noch nicht vor. Wenn sie also später auftreten, sind sie mit höchster Wahrscheinlichkeit als durch Umwandlung aus anderen Formen von Pericardkörperchen entstanden anzunehmen.

II. Der Pericardkörper. Wie bereits HELLER angegeben und HEINE bestätigt hat, findet man den Körper nicht bei allen erwachsenen Tieren; in den Fällen aber, wo ich ihn beim Erwachsenen nicht vorfand, waren stets ganze Wolken von freien Pericardkörperchen vorhanden, zu deren Zusammenballen es einfach nicht gekommen zu sein schien. Auch fand HEINE bei jüngeren Individuen stets mehr Pericardkörperchen als bei älteren.

Ich verfügte über zu wenig lebendes Material, um physiologische Versuche anzustellen, kann daher eigentlich nur HELLERS und ROULES Bemerkungen bestätigen, daß nämlich der weiße, stecknadelkopfgroße Körper durch die Kontraktionen hin und hergeworfen wird und daß er meistens zwischen den Herzschenkeln heftig auf- und niedertanzt, aber oft genug auch in die seitlichen „Hörner“ hineingelangt. In einem Falle aber war der Körper durchaus abweichend gestaltet. Er war sehr groß und kuglig, und sein Durchmesser füllte den Raum zwischen den Herzschenkeln fast aus. Er bestand aus nur lose aneinander lagernden Einzelkörperchen und ließ deutlich eine innere dichtere und eine äußere sehr lockere Zone erkennen; bei Kontraktionen konnte in letzterer

noch eine Bewegung der einzelnen Teilchen konstatiert werden, während das ganze Gebilde als solches sich fast nicht bewegte. Ich erwähne dies Verhalten deshalb, weil es geradezu zeigt, wie etwa der Pericardkörper sich aus freien Pericardelementen hat zusammenballen können.

HEINE sagt, er habe die Zellen des Körpers nur in zwei Fällen wohl erhalten gesehen, sonst seien sie deformiert gewesen. Ich glaube nun nicht — abgesehen davon, daß die Blutelemente der Ascidien überhaupt kein günstiges Objekt für die Färbetechnik bilden — daß dies von der Fixierung herrührt, sondern daß es etwas durchaus Normales darstellt. Nämlich, im allgemeinen sind die einzelnen Zellformen weniger deutlich, und die Färbbarkeit überhaupt mehr beeinträchtigt bei den Pericardkörpern vollkommen erwachsener Tiere, als bei noch jüngeren. Dies gilt aber dann nicht, wenn der Körper auch bei alten Tieren noch relativ locker gebaut ist. Daher glaube ich, daß je fester die Elemente aneinander gepreßt worden sind, und je länger dies schon geschehen ist, sie um so mehr degeneriert sind und um so mehr auch ihre Färbbarkeit beeinträchtigt ist.

Die den Körper aufbauenden Zellen sind nach HEINE sehr verschiedenartiger Natur. Er fand Zellen mit großen Kernen und deutlichen Chromosomen und Nukleolen, deren Plasma zahlreiche feinste fetttröpfchenähnliche Einschlüsse führt, andere Zellen mit großen Vakuolen und ferner Zellkonglomerate, bei welchen mehrere meist nicht mehr die Chromosomen deutlich zeigende Kerne in eine größere Plasmamasse eingebettet sind, ohne daß Zellgrenzen hervortreten; im Plasma sind ebenfalls zahlreiche bläschenförmige Einschlüsse vorhanden. Außerdem fand HEINE aber Zellen in mitotischer Teilung, Phagocyten und Spindelzellen. Letztere zeigten Muskelfibrillen, und HEINE faßt sie als losgelöste Herzmuskelfasern auf. Für besonders bemerkenswert hält er aber Kanäle mit engem Lumen, die von einem einschichtigen kubischen Epithel begrenzt sind; sie sollen nur beim erwachsenen Tier vorkommen. Er hält sie für Drüsenkanäle und benennt danach den ganzen Körper Pericardialdrüse.

Unter meinem Material zeigt der Pericardkörper der schon im vorigen Abschnitt benutzten *Ciona* von ca. 8 cm Länge die klarsten Verhältnisse. Er besteht zum größten Teil aus zelligen Elementen und zwar aus Zellen, wie ich sie oben als freie Pericardkörperchen beschrieben habe. Besonders die großen grob-ganulierten Zellen (III und Fig. 1b) und die Gebilde mit großen

Einschlüssen (IV und Fig. 1c ev. d) sind sehr häufig. Letztere lagen nun oft genug in Mengen dicht aneinander, ihre Grenzen waren dann undeutlich und sie bildeten so eine Art Syncytium. Außerdem fand ich noch die in Fig. 5 dargestellten Körper. Sie bestehen aus einer meist länglichen hellen Plasmamasse, in welcher eine Anzahl dunkler eckiger Körperchen liegen, die ich ihrer Form wegen für Kerne oder Kernbruchstücke halte; außerdem enthalten sie Vakuolen, in welchen große, auf dem Schnitt mehr oder weniger linsenförmige Gebilde liegen, deren Zentrum sich mit Kernfarbstoffen färbt, während ihre Peripherie mehr die Plasmafarben aufnimmt, ohne daß aber eine scharfe Grenze vorkäme. Bei Eisenhämatoxylin zeigen sie noch eine eigentümliche auf Fig. 5 angedeutete Struktur, die aber vielleicht Kunstprodukt sein kann. Es ist mir nicht gelungen, die Entstehung und Bedeutung dieser sonderbaren Körper klarzulegen, doch konnten sie in allen Pericardkörpern erwachsener Tiere, falls diese nicht bereits zu stark zusammengeballt waren, beobachtet werden, wenschon nicht immer in so klarer Ausbildung wie in diesem Falle. Es erscheint wohl möglich, daß HEINES Kanäle durch einzelne Schnitte durch derartige Gebilde vorgetäuscht wurden. Kanäle habe ich in keinem Pericardkörper beobachten können, und von den vorhin erwähnten Gebilden (Fig. 5) konnte ich auf Serien mit aller Sicherheit nachweisen, daß ihre Einschlüsse allseitig von Plasma umgeben sind, also keineswegs als ein in Ausführungsgängen angesammeltes Sekret aufgefaßt werden können. HEINES Name „Pericardialdrüse“ ist daher nicht recht passend, wenigstens ähnelt der anatomische Bau des Pericardkörpers in nichts dem einer Drüse.

Die von HEINE beschriebenen Muskelzellen habe auch ich in allen Pericardkörpern, welche einigermaßen klare Bilder lieferten, beobachten können. Möglicherweise stellen einzelne Elemente von ROULES Fig. 60c derartige Zellen dar, wenschon er sie als Degenerationsprodukte der gewöhnlichen Pericardkörperzellen auffaßt. An günstigen Objekten ist der Fibrillenstrang und das Sarkoplasma mit dem Kern deutlich zu erkennen. Ihrem ganzen Habitus nach ähneln sie durchaus (auch bezüglich der Größe des Plasmakörpers und der Dicke der Fibrillenbündel) den Herzmuskelzellen. Die Enden sind aber oft zackig oder schräg abgerissen (Fig. 6) und die Kerne deformiert, eine einzige schwarze Masse bildend, auch dann, wenn die Kerne der Muskelwand des Herzens hell und blasenförmig erscheinen. Die Struktur der Fibrillen stimmt in deren erhaltenen Teilen durchaus mit denen

der Herzmuskulatur, wie ich sie früher beschrieben, überein, wogegen besonders die Enden häufig an ihren Einkerbungen und an ihrer gleichartig schwarzen Färbung erkennen lassen, daß hier bereits ein Zugrundegehen der kontraktilen Substanz stattgefunden hat. Es handelt sich nach allem also um Bruchstücke des Muskel-epithels des Herzens, welche abgerissen und in den Pericardhohlraum gefallen sind; dementsprechend findet man auch Brocken ohne Kerne und ohne nennenswerte Sarkoplasmareste, dies sind also Enden von solchen Muskelfasern. Im Pericard gehen sie zu Grunde. Ich kann diesen Gebilden daher nicht, wie HEINE dies tun zu müssen glaubt, irgend eine Funktion zuschreiben bezüglich des Aussendens und Einziehens von Fortsätzen am Körper, wie es HELLER beobachtet haben will. Bei den jüngsten untersuchten Pericardkörpern konnten keine derartigen Bruchstücke aufgefunden werden.

Außerdem kommen Brocken von Zellen oder Reste von Einschlüssen aus solchen im Pericardkörper sehr oft vor, insbesondere sind einzelne schwarze Körner oder Körperchen, sowie Ansammlungen solcher sehr häufig, wahrscheinlich Reste zerfallener Kerne. Mitosen konnten entgegen HEINES Ansicht niemals bemerkt werden, auch bei Saffraninbehandlung nicht. HEINES Fig. 26c ist auch nichts weniger als beweisend; es scheint viel eher möglich, daß es sich um eine zu Grunde gehende Zelle mit zersprengtem Kern handelt, als um eine Mitose.

Alle oben genannten zelligen Bestandteile liegen in einer Grundsubstanz, die eine gleichförmig-feinkörnige Beschaffenheit aufweist und Plasmafarben stark annimmt. Sie findet sich bei allen solchen Tieren, deren Pericardkörper bereits einige Zeit gebildet war, und im großen und ganzen nimmt ihre Masse mit dem Alter des Tieres, besser des Pericardkörpers, zu. Ueber die Entstehung schienen mir Präparate von erwachsenen Tieren, die mit FLEMMINGScher Lösung fixiert und mit Eisenhämatoxylin-Erythrosin gefärbt waren, einige Auskunft zu geben. Hier erschien die Grundsubstanz dunkelbraun, das Zellplasma dagegen grau-violett gefärbt (Fig. 7). In der Grundsubstanz findet man häufig dunkle, knollige Körper, welche wohl Kerne zu Grunde gegangener Zellen sind; um dieselben kann sich die Grundsubstanz durch eine scharfe Linie abgrenzen und so noch den Körper der früheren Zelle andeuten (Fig. 7a). Man findet aber auch Zellen (Fig. 7b), welche nur noch wenig Plasma enthalten, während der ganze übrige Körper bereits die granulirte braune Tönung der Grundsubstanz

zeigt, und auch solche, in denen nur erst einzelne Brocken oder tropfenähnliche Körner der braunen Substanz vorkommen (Fig. 7c). Mag es sich nun um eine direkte Umwandlung oder mehr um eine Art Abscheidung des Plasmas handeln, jedenfalls kann man die Bilder wohl so deuten, daß das in den zuletzt beschriebenen Zellen noch wenig ausgebildete Produkt des Plasmas, das lebensfähige Plasma selbst immer mehr verdrängt. Wird nun eine Zelle, in welcher die Metamorphose bereits einen gewissen Grad erreicht hat, durch den Druck, welcher bei dem Hin- und Herschleudern des Pericardkörpers entsteht, ganz zermalmt, so bleibt schließlich von ihr nichts als ein Haufen brauner Substanz mit dem ebenfalls durch den Druck schließlich zu einer homogenen, sich dunkel färbenden Masse zusammengepreßten Kern. Dieser kann schließlich auch noch zerfallen. Die Grundsubstanz des Pericardkörpers entsteht also anscheinend durch einen Zerfall von Zellen, deren Plasma zugleich Umwandlungserscheinungen, besser Absterbeerscheinungen durchzumachen hat. (Die hellen Linien auf Fig. 7a sind keine Zellgrenzen, sondern nur durch das Schneiden hervorgerufen.) Man kann die hier angegebenen Beobachtungen auch an anders behandelten Präparaten machen, doch treten sie daran weniger hervor. HEINES Figur 26d nach scheint es sehr wohl möglich, daß die von ihm beobachteten Zellkonglomerate nichts anderes sind, als Partien der Grundsubstanz.

Die den Körper bei alten Individuen streckenweise umgebenden membranartigen Bildungen, die HEINE bereits erwähnt, sind ihrer noch kenntlichen körnigen Struktur nach nichts anderes als durch Druck oder Reibung mit der umgebenden Flüssigkeit hervorgerufene Verdichtungen der Grundsubstanz. Liegt also auch ab und zu eine Zelle in einer solchen Membran, so steht die letztere doch nicht in irgend einem genetischen Verhältnis zu ihr.

HEINE fand den Körper bei 2,5 mm noch nicht vor, wohl aber bei 2 cm langen Tieren; ich kann über seine Entwicklung nur folgendes beibringen.

Bei 7—8 mm fehlte er noch.

Bei einem 13 mm langen, aber sehr gestreckten Tier (7 mm allein auf den Einströmungssipho!) bestand er nur aus Amöbocyten, ohne Muskelbruchstücke und ohne Grundsubstanz.

Bei einem 15 mm langen, stärker kontrahierten Tier waren Muskelbruchstücke bereits vorhanden; auch hier kamen nur zellige Elemente vor, und die Grundsubstanz schien noch zu fehlen. Ähnliches gilt von einem 22 mm langen Individuum.

Bei 55 mm war er bereits typisch ausgebildet, doch zeigten sich nach außen hin noch keine membranösen Abgrenzungen. Bei allen älteren Tieren zeigte er im wesentlichen den oben geschilderten Bau; in ihm vorkommende Hohlräume waren oft sehr stark, oft nur unwesentlich entwickelt. Die Zellen schienen mir bei jüngeren Tieren deutlicher hervorzutreten als bei älteren, wie der Körper auch bei ersteren weniger kompakt zu sein scheint. Doch zeigen sich sehr zahlreiche Variationen in der Ausbildung des Körpers, auch bei gleichgroßen Tieren.

Nun bleibt noch die Frage zu erörtern, wie die freien Elemente des Pericards, die ja auch den Pericardkörper bilden und, wie oben dargetan, ursprünglich Blutkörperchen sind, ins Pericard gelangen. Die am nächsten liegende Annahme, daß sie vermöge ihrer amöboiden Bewegungsfähigkeit durch die Herz- oder Pericardwand dringen, konnte ich trotz genauester Beobachtung an jungen und alten Tieren nicht bestätigen; weder auf Schnitten noch auf Flächenpräparaten konnte ein Durchwandern konstatiert werden. Dies ist also mindestens nicht häufig. Dagegen schien mir die Anwesenheit der Muskelbruchstücke folgende Erklärung zuzulassen. Zunächst entsteht ein Riß in der Herzwand, wahrscheinlich hervorgerufen durch die Herzkontraktionen; durch den Riß können jetzt schon einzelne Blutkörperchen ins Pericard dringen, und später kann derselbe sich derartig vergrößern, daß ein Teil der zerrissenen Muskelfasern ins Pericard fällt. Weil die Blutkörperchen durch den Riß dringen können, ehe das Muskelbruchstück ganz abgefallen ist, findet man bei jungen Tieren nur Blutelemente im Pericard und erst bei älteren auch Muskelbruchstücke.

Soweit bisher bekannt, finden sich freie Pericardelemente weder bei Salpen noch bei *Clavelina* und den Synascidien, sondern nur bei großen Monascidien (ob bei allen, ist nicht bekannt). Bei Salpen werden Risse in der Herzwand viel schwerer zu stande kommen, weil die Herzkontraktionen viel weniger heftig sind als bei *Ciona*; bei den kleineren Ascidien und *Clavelina* tritt die kontraktile Substanz nicht nur gegenüber der protoplasmatischen sehr in den Hintergrund, sondern die Fibrillenbündel bleiben, wie ich dies für *Clavelina* bereits früher beschrieben habe, stets durch breite Plasmabänder voneinander getrennt, während sie bei den großen Monascidien eine geradezu geschlossene Schicht bilden. Es ist einleuchtend, daß bei dieser Anordnung Risse leichter entstehen und auch schwieriger wieder geschlossen werden können, als bei jener.

Ascidia cristata.

Auch bei dieser Form ist der Körper frei im Pericard beweglich und weder absolut noch im Vergleich zur Herzgröße sehr viel größer als bei *Ciona*. Ich habe jedoch histologisch sehr verschiedene Verhältnisse angetroffen.

Der kleinste Pericardkörper, den ich wegen seiner Struktur auch für den am spätesten entstandenen halte, besteht fast lediglich aus Zellen, ganz ähnlich denjenigen der *Ciona*. Am häufigsten sind solche beträchtlicher Größe mit einer oder mehreren großen Vakuolen und relativ dunklem Plasma; auch Phagocyten kommen oft vor, ferner lange Gebilde, die zum Teil fibrilläre Struktur zeigen und die ich daher für losgelöste Muskelfaserbruchstücke des Herzens halte. Die Kerne sämtlicher Zellen sind meist eintönig schwarz; helle Kerne sind sehr selten; meist sind sie von hellen Höfen umgeben. Während die Zellen selbst meist scharf konturiert sind, tritt an gewissen Orten ein Konglomerat von zerbröckelten Zelleibern auf. Die Kerne sind dann direkt in die zerfallende Masse eingebettet. Die Masse selbst, die bei diesem Körper aber noch relativ unbedeutend ist, verhält sich im übrigen genau wie die Grundsubstanz des Pericardkörpers von *Ciona*. Membranen fehlen.

Bei einem Exemplar mit großem Pericardkörper zeigte sich derselbe zum Teil aus Regionen bestehend, welche sich fast nur aus Zellen, zum Teil aus solchen, welche sich fast nur aus Grundsubstanz aufbauen. Die Zellen waren derselben Art wie beim vorigen, auch große helle Zellen mit großen Einschlüssen und mehrkernige Gebilde, wie sie bei *Ciona* beschrieben wurden, kommen vor. Doch liegt in den zelligen Regionen zwischen den einzelnen Elementen viel mehr Grundsubstanz als beim vorigen. Die Regionen, welche hauptsächlich aus Grundsubstanz bestehen, enthalten umgekehrt einzelne Zellen. Die Grundsubstanz selbst kann, wie bei *Ciona*, meist dicht und körnig sein, oft aber erscheint sie auch viel weniger kompakt und bildet eine Art feines Netz. Nach außen hin erscheint sie zu Membranen verdichtet, welche den Körper abgrenzen. Doch finden sich derartige Membranen auch bereits im Inneren des Körpers, den sie in verschiedenen Richtungen durchziehen.

Bei zwei weiteren Exemplaren ist dies Verhalten auf die Spitze getrieben (Fig. 8). Hier besteht der Körper aus einer zentralen ovoiden Masse, die fast nur aus Grundsubstanz besteht und an welche sich zwei Knollen, die aus Zellen aufgebaut sind, derartig

anlagern, daß sie stellenweise tiefer in sie eindringen. Diese Knollen (der abgebildete Schnitt trifft nur den einen) enthalten im wesentlichen wieder dieselben Zellformen und sind von Grundsubstanzbalken durchsetzt, die stellenweise auf ihrer Außenfläche eine membranöse Ausbreitung bilden. Aber auch der größte der Zellballen tritt dem mächtigen zentralen Grundsubstanzteil gegenüber sehr stark zurück. In dem letzteren tritt an einer Stelle etwas exzentrisch gelegen eine weitere Zellanhäufung nach Art der beiden Zellballen hervor. Im übrigen besteht die Zentralmasse fast nur aus Grundsubstanz, die bald dichter, bald lockerer in feinen Maschen angeordnet, eine hauptsächlich konzentrische Schichtung aufweist (Fig. 8). Die Schichten werden oft sehr dünn und kompakt und bilden dann in enge Falten gelegte Membranen. Wenn umgekehrt die Substanz allzu locker wird, entstehen eigentliche Hohlräume, die bei einem Exemplar so stark entwickelt waren, daß eigentlich der größte Teil des Körpers durch derartige Höhlen erfüllt wurde. Die Struktur der Grundmasse ist im wesentlichen stets gleichmäßig feinkörnig, und nur stellenweise sieht man ihr Zellen oder Kerne und Bruchstücke von solchen eingelagert. Die Zellen kommen sowohl peripher, als auch in mehr zentraler Lage vor.

Ascidia fumigata.

Der, wie oben erwähnt, von HELLER beschriebene schwarze Körper der *Asc. fumigata* findet sich nicht im Herzen, wie jener glaubte, sondern im Pericard; er muß also durchaus dem Pericardkörper der anderen Formen für gleichwertig gehalten werden. Im Gegensatz zu diesem, welcher stets frei flottiert, findet sich derjenige der *Asc. fumigata* stets im dorsalen Pericardende, so daß dieser Teil des Pericards stets zur Aufnahme des Körpers besonders ausgeweitet erscheint (Fig. 9). Er ist im Vergleich zur Herzgröße viel voluminöser als der von Ciona oder *Asc. cristata*; außerdem fand ich bei vielen Exemplaren eine Art Stiel, mittelst dessen er an die Herzwand wie befestigt zu sein schien. — Diese wie alle folgenden Angaben beziehen sich nur auf fast erwachsene bis ganz ausgewachsene Individuen; wenn ich also die Entwicklung auch nicht feststellen kann, so zweifle ich doch nicht, daß dieser Pericardkörper durchaus auf gleiche Art entsteht, und ähnliche Stufen durchläuft, wie der der Ciona und *Asc. cristata*.

Im Bau weist der Körper sehr große Aehnlichkeit mit dem

der *Asc. cristata* auf; eigentlich ist er nur eine Vergrößerung derselben. Die zwiebelähnliche, lamellöse Schichtung HELLERS kommt durch abwechselnd helle und dunkle Grundsubstanzstreifen zu stande. Der Körper besteht nämlich aus einer am nicht gefärbten Objekt grünlich-braunen und aus einer ziemlich farblosen Masse, die oft regelmäßig, oft weniger regelmäßig in konzentrischen Schichten oder Teilen von solchen abwechseln (Fig. 9); die braune färbt sich nicht, die helle nimmt Kern- und Plasmafarben leicht an. Die Masse, welche sich noch färbt, scheint verhältnismäßig noch weniger verändert zu sein; sie ist gewöhnlich sehr fein granuliert, fast homogen und durch und durch gleichartig. Die andere ist stärker verändert; sie bildet stellenweise Netze aus feinen Fäden von etwas körniger Struktur, während sie an anderen Orten wiederum zu sehr dünnen, oft stark gewellt verlaufenden Membranen verdichtet ist. Je stärker die Verdichtung der Grundmasse in diesen Membranen, desto dunkler erscheinen sie. Indem sie häufig ebenfalls konzentrisch verlaufen, oder indem überhaupt konzentrisch angeordnete Verdichtungen in der Grundsubstanz auftreten, wird das Bild der Schichtung verstärkt. Doch muß dasselbe durchaus nicht immer ein so auffälliges sein, wie in der beigegebenen Figur.

Der „Stiel“, welcher in den Fällen, die ich beobachten konnte, stets nach der Herzwand lief, wurde immer durch die stark färbbare Substanz gebildet. Er kann, weil er der zentralen Masse aufliegt und viel Zellen enthält, mit einem der dem Körper bei *Asc. cristata* anliegenden Zellknollen verglichen werden, nur daß in ihm die Zellen bereits weiter in ihrem Zerfall vorgeschritten sind.

Zellen kommen beim Pericardkörper von *Ascidia fumigata* fast ausschließlich in der sich stark färbenden Substanz vor und zwar hier überall, einzeln verteilt oder oft zu Haufen angesammelt. Sie finden sich sowohl zentral als auch peripher und besonders viele, wie schon bemerkt, im „Stiel“. Die Zellen sind (Fig. 10 u. 11) sehr verschiedener Art, granuliert, oder mit einer oder wenigen großen Vakuolen versehen, überhaupt sehr ähnlich den schon bei *Ciona* beschriebenen. Die Kerne sind nicht immer deutlich unterscheidbar, wenn dies aber möglich, meist sehr dunkel und ohne weitere Struktur. Weiteres mag man den Figuren entnehmen.

Außer den Zellen finden sich in der ganzen sich stark färbenden Masse auch sehr viele Zellbruchstücke (Fig. 11) zerstreut, oft mit, oft ohne Chromatinbrocken. Dieselben sind oft

sehr schwer von der umgebenden Grundsubstanz zu unterscheiden, und es kommt sogar vor, daß nur eine dunkler gefärbte Stelle in derselben, die aber bereits durchaus den Charakter der Grundsubstanz angenommen hat, anzeigt, daß an der Stelle eine Zelle erst kürzlich zu Grunde gegangen ist (Fig. 11). Auch Herzmuskelbruchstücke kommen zahlreich vor; sie präsentieren sich als stark gefärbte, meist nicht gerade dicke Fäden, an denen Kern und Plasma niemals deutlich bemerkt werden konnten; sie schienen stets bereits sehr stark degeneriert zu sein.

Kommen auch in der grünlich braunen Substanz Zellen vor, so liegen sie meist inselartig, ohne direkten Zusammenhang mit derselben (Fig. 12), mögen sie nun einzeln oder in Haufen angeordnet sein. Doch sind sie in ihr überhaupt selten, während noch an den Grenzen beider Substanzen Zellen zahlreich vorkommen.

Eine wichtige Frage speziell für den Pericardkörper von *Asc. fumigata* scheint mir die nach der Bedeutung der beiden Arten der Grundsubstanz zu sein. Bei *Ciona* ist der Pericardkörper, wie bekannt, weiß, aber bei *Asc. cristata*, und wie CUÉNOT (p. 57) bemerkt, bei *Phallusia mamillata* dunkel. Bei *Asc. fumigata* ist er am konservierten Tiere schwarz, mit einem geradezu metallischen Schimmer. Es ist nun bekannt, daß *Ciona* sehr wenig gefärbte Blutelemente hat und diese fast nur in bestimmten peripheren Gefäßen; bei den *Ascidia*-arten gibt es deren schon viel mehr und bei *Asc. fumigata* wimmelt das Blut geradezu von Körperchen, welche einige große Einschlüsse oder Vakuolen führen und diese zeigen die dunkle grün-braune Farbe, wie die dunklen Schichten des Pericardkörpers; nur ist die Farbe derselben dunkler. Man kann sich also vorstellen, daß durch Mischung von solchen Elementen mit weniger oder mehr farblosen und durch Zugrundegehen derselben dunklere und hellere Schichten entstanden sind. Daneben wird auch die stärkere oder geringere Dichte der Grundsubstanz nicht ohne Bedeutung für die Farbe der Schicht sein. Mit beidem ist aber durchaus nicht gelöst, warum diese Schichten so regelmäßig abwechseln, noch warum der Körper stets an derselben Stelle des Pericards vorkommt. Hierfür scheint mir ein genaueres Studium der Pericard- und Herzform und der Kontraktionsart des Herzens in erster Linie notwendig zu sein.

Als Hauptergebnisse der vorliegenden Untersuchung betrachte ich folgende:

Die freien Pericardelemente sind nicht losgelöste Epithelzellen des Pericards, sondern ein in den Pericardraum erfolgtes Blutextravasat, dessen Ursache in einem Zerreißen der Herzmuskeifasern liegt. Bei jungen Tieren ist daher eine vollkommene Ähnlichkeit zwischen ihnen und den Blutzellen vorhanden. Erst nach und nach entfernen sich die Formen der Pericardkörperchen mehr und mehr von denen der Blutzellen, indem Degenerationserscheinungen an denselben auftreten.

ROULES und HEINES Auffassung des Pericardkörpers als eines Konglomerates von freien Pericardelementen trete ich bei. Der Körper besteht bei jungen Cionen aus den Blutzellen durchaus ähnlichen Elementen.

Bei erwachsenen Tieren aller drei untersuchten Arten besteht er im wesentlichen aus einer Grundsubstanz und aus darin eingelagerten zelligen Elementen.

Der weitaus überwiegende Teil der zelligen Elemente sind veränderte Blutkörperchen, sowie deren Zerfallsprodukte; daneben kommen losgerissene Bruchstücke von Epithelmuskelzellen des Herzens (HEINE), die ebenfalls zu Grunde gehen, vor. Ob auch noch einzelne Bruchteile von Pericardzellen daran teilnehmen, ist mindestens zweifelhaft.

Die Grundsubstanz besteht aus vollständig zerfallenen Zellen; sie fehlt — wenigstens bei Ciona — bei jungen Tieren noch vollständig, während sie andererseits bei erwachsenen *Asc. cristata* und besonders *Asc. fumigata* den größten Teil des Pericardkörpers darstellt. In Bezug auf ihren feineren Bau ist sie gleichmäßig körnig; ihre gröbere Anordnung ist dagegen sehr wechselnd, wo sie nur sehr dünn angeordnet ist, entstehen Fäden und Netze, wo sie zusammengedrängt wird, membranartige Bildungen.

Besonders bei *Asc. fumigata* kommt eine sich stark färbende und eine grünlich braune sich nicht färbende Grundsubstanzart vor. Schon bei *Asc. cristata* ist am zellarmen Teil des Körpers dadurch, daß die membranartigen Bildungen hauptsächlich konzentrisch angeordnet sind, ein eigentümlicher schaliger Aufbau angedeutet. Bei *Asc. fumigata* tritt derselbe sehr stark hervor, indem hier außerdem noch dunkle, nicht färbbare Grundsubstanzonen und helle, gut färbbare ebenfalls in konzentrischen Schichten abwechseln.

Literatur.

- 1875 HELLER, C., Untersuchungen über die Tunicaten des Adriatischen Meeres. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Bd. XXIV, 2. Abt.
- 1884 ROULE, L., Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. I. *Ciona intestinalis*. Ann. Musée d'Histoire naturelle Marseille, Zoologie, T. II.
- 1891 CUÉNOT, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques etc. 2^e partie. Archives de Zoologie expérim. et générale, Sér. 2, T. IX, p. 58 ff.
- 1900 JORDAN, H., Ueber die Anwendung von Celloidin in Mischung mit Zedernholzöl. Zeitschr. wiss. Mikrosk., Bd. XVIII.
- 1903 HEINE, P., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Herzens der Salpen und der *Ciona intestinalis*. Zeitschr. wiss. Zoologie, Bd. LXXIII.
- 1903 SEELIGER, O., Tunicaten, in BRONNS Klassen und Ordnungen, Neubearbeitung, Lieferung 31—36.
- 1904 FERNANDEZ, M., Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunicaten. Jenaische Zeitschr., Bd. XXXIX.

Figurenerklärung.

Alle starken Vergrößerungen beziehen sich auf die apochr. homog. Immers. 2 mm, Ap. 1,30.

<i>gr</i> Grundsubstanz	<i>s</i> stielartige Bildung
<i>h.h</i> Herzhöhle	<i>u.p</i> umgewandeltes Plasma
<i>k</i> Kern resp. Kernbruchstück	<i>z</i> Zellen
<i>p</i> Plasma	<i>z.g</i> Zellgrenze

Tafel I.

Fig. 1. *Ciona intestinalis* (ca. 8 cm lang). Freie Zellen aus dem Pericard. a, b, d, e, f Sublimat; Eisenhämatoxylin-Erythrosin. c Sublimat; Boraxkarmin-Bleu de Lyon. 1500:1.

Fig. 2. *Ciona intestinalis* (ca. 8 cm lang). Blutkörperchen Sublimat; Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 1500:1.

Fig. 3. *Ciona intestinalis* (ca. 22 mm lang). A freie Pericardelemente, B Blutkörperchen aus einem großen Gefäß in der Nähe des Magens; beides von demselben Schnitt; sich Entsprechendes mit demselben Buchstaben bezeichnet. Sublimat; Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 1500:1.

Fig. 4. *Ciona intestinalis* (ca. 15 mm lang). Freie Pericardkörperchen. FLEMMINGS Lösung; Eisenhämatoxylin. 1500:1.

Fig. 5. *Ciona intestinalis* (ca. 8 cm lang). Syncytium-artige Masse aus dem Pericardkörper. Sublimat; Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 1000:1.

Fig. 6. *Ciona intestinalis* (ca. 10 cm lang). Muskelbruchstück aus dem Pericardkörper, umgeben von Grundsubstanz und zerfallenden Pericardkörperchen. Sublimat; Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 1000:1.

Fig. 7. *Ciona intestinalis* (ca. 11 cm lang). a Teil des Pericardkörpers mit zerfallenden Zellen, Grundsubstanz und Kernen zerfallener Elemente. b und c Zellen, deren Protoplasma in Umwandlungsprodukte übergeht. FLEMMINGS Lösung; Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 1500:1.

Fig. 8. *Ascidia cristata*. Pericardkörper: zellenarmer Teil und daran liegender Zellknollen. Chromessigsäure; Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 60:1.

Fig. 9. *Ascidia fumigata*. Dorsales Pericardende mit Pericardkörper: die grünlich-braunen Schichten grau, die sich stark färbenden blau, die Zellen als dunkelblaue Punkte dargestellt. Längsschnitt. Chromsäure; APATHYS Hämat. I A. 50:1.

Fig. 10. *Ascidia fumigata*. Inselartige Zellansammlung in der sich färbenden Substanz des Pericardkörpers. Sublimat; Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 500:1.

Fig. 11. *Ascidia fumigata*. Zellen in der sich färbenden Substanz und viele Zerfallsprodukte von solchen; die Stelle lag fast im Zentrum des Pericardkörpers. Sublimat; Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 750:1.

Fig. 12. *Ascidia fumigata*. Schnitt durch die membranartig angeordnete grünlich-braune Substanz; blau einige dazwischenliegende Zellen. Sublimat; Eisenhämatoxylin-Erythrosin. 750:1.

Zur Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes bei Amphibien.

Von

Kati Marcinowski.

Hierzu Tafel II—VI und 17 Figuren im Text.

Vorliegende Arbeit enthält Untersuchungen 1) über die Entstehung des Endothels von Herz- und Dotterdarmvenen, 2) über die Entstehung des Endothels einiger anderer Gefäße (Aorta, Vena jugularis, Vena cardinalis posterior, Ductus Cuvieri, Aortenbogen, Vornierenäste der Aorta, Arteria carotis), 3) über die Entstehung der Blutkörperchen. Die Untersuchung blieb auf die Histogenese dieser Teile beschränkt.

Material, Technik, Methode.

Untersuchungsobjekte: *Bufo*, *Siredon pisciforme*.

Die Untersuchung beschränkte sich auf Durchmusterung von in verschiedenen Richtungen durch die Embryonen angefertigten Serienschnitten.

Zur Fixierung wurden, nachdem wohl fast alle für diesen Zweck angegebenen Methoden versucht waren, ohne befriedigenden Erfolg zu liefern, ausschließlich die von RABL (1894) angegebenen Fixierungsflüssigkeiten angewandt. Von diesen erwies sich das Pikrinsäure-Sublimatgemisch als das geeignetste. Dauer der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit je nach Größe des Objekts 10—24 Stunden. Die jüngeren Embryonen wurden mit der (innersten) Hülle fixiert und nach der Fixierung herauspräpariert. Die Hülle hindert das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit keineswegs, und das Lebendherauspräparieren hat den Nachteil, daß dabei etwa vorkommende Verletzungen des Embryos (Zerrungen, Quetschungen) äußerlich meist nicht kenntlich sind und darum unkontrollierbare Fehlerquellen ergeben.

Auswaschen in fließendem Wasser ergab, entgegen der Angabe, daß Wasser mit Pikrinsäure fixierte Gewebe zerstöre, guten Erfolg. Nach Entwässerung in von 10—10 Proz. steigendem Alkohol — in jedem Alkohol blieben die Objekte etwa eine Stunde — wurde in Zedernöl überführt und auch in diesem aufbewahrt. Bei dieser Aufbewahrung erwies sich das Material nach mehreren Monaten noch als durchaus brauchbar, während es, wie auch BRACHET (1903b) hervorhebt, nach längerem Verweilen in Alkohol, besonders mit Bezug auf die Färbbarkeit, schon nach wenigen Wochen ganz untauglich wird.

Einbettung in einer Mischung von überhitztem Paraffin (härtestes überhitztes Paraffin, Grüber u. Co.) und dem allgemein gebräuchlichen Paraffin, etwa $\frac{1}{3}$ überhitztes, $\frac{2}{3}$ gewöhnliches Paraffin, letzteres natürlich je nach Außentemperatur von verschiedenem Schmelzpunkt.

Vor der Einbettung, also im Zedernöl, allmähliche Erwärmung der Objekte im Paraffinofen. Ueberführung direkt aus Öl in dreimal zu wechselndes Paraffin.

Einbettungsdauer für Bufo 15—20, für Siredon 30—45 Minuten. Die Temperatur des Ofens war so niedrig, wie eben zulässig. Meist sind die so eingebetteten Objekte erst nach mehreren Tagen schnittfähig, ohne daß das Paraffin bröckelig zerfällt. Einen Grund hierfür kann ich nicht angeben. Schnittdicke meist 10 μ . Die Schnitte wurden durch Auflegen auf warmes Wasser ausgebreitet und mit dem mit Eiweiß-Glycerin bestrichenen Objektträger aufgefangen.

Färbung fast ausschließlich Schnittfärbung, die selbst bei Anwendung von Boraxkarmin der Stückfärbung vorzuziehen ist, da bei letzterer länger gefärbt und auch länger differenziert werden muß, durch die ausgedehnte Behandlung mit Säure aber ein für die Untersuchung sehr wesentliches Hilfsmittel, das Pigment, ganz oder teilweise zerstört wird. Um die Anwendung von Säuren auf ein Mindestmaß zu beschränken, wurde vorzugsweise mit Saffranin gefärbt und mit nur schwach angesäuertem absoluten Alkohol differenziert. Für Urodelen kam in erster Linie DELAFIELDS Hämatoxylin in Anwendung; für Bufo und, so viel ich gesehen habe, auch für andere Anuren (exkl. Alytes) sind Hämatoxylinfarbstoffe nicht anwendbar, da sich hier der Dotter stärker färbt und auch beim Differenzieren die Farbe länger festhält, als die Kerne dies tun. Wo es wünschenswert schien, Dotter und Plasma different zu färben, erwies sich Pikrinsäure-Nachfärbung als

günstig. Nach Hämatoxylinfärbung wird das Plasma dann blaugrau, der Dotter gelb. Die PETERSche (1905) Dotterfärbung ergibt die gewünschte Differenzierung noch klarer. Die Blutinsel z. B. hebt sich wegen ihres Plasmareichtums durch einen ganz differenten Farbenton von den Darmwandzellen ab. Selbst wenn die Objekte aber nicht laut Vorschrift 24 Stunden lang in Brutofentemperatur, sondern nur 5—10 Minuten lang kalt gefärbt wurden, wobei der Färbungseffekt durchaus hinreichend vorhanden war, so waren sie doch durch die Methode so angegriffen, daß sie zur Untersuchung nicht verwendet werden konnten (nur auf Siredon bezüglich).

Ueberführung der Schnitte in die Farblösung nicht durch Xylol, sondern durch Zedernöl, da nach Anwendung überhitzten Paraffins die Schnitte im Xylol leicht zerbröckeln.

Da die Undurchsichtigkeit der Objekte eine Untersuchung des aufgehellten Totopräparates auf frühen Stadien nicht gestattet, so wurde nur von jedem später zur Untersuchung verwendeten Embryo bei 10- oder 20-facher Vergrößerung eine skizzenhafte Umrißzeichnung zur Orientierung über die Lage des Embryos und die Schnittrichtung entworfen, welche letztere auf der Skizze in der Regel miteingetragen wurde (mit Zeichenapparat ausgeführt).

Als Altersangaben wurde für die jüngsten Stadien ausschließlich die Somitenzahl benutzt, da sich die Längenangaben bei der großen individuellen Variabilität und bei der Abhängigkeit der Größe von der Geschwindigkeit der Entwicklung, also von der Temperatur etc. als sehr ungenau erwies.

Alle der Arbeit beigegebenen Zeichnungen sind mit Hilfe des ABBÉSchen Zeichenapparates entworfen.

I. Die Entstehung des Endothels des Herzens und der Dotterdarmvenen.

Literatur. Die eigentliche Geschichte der Untersuchungen über die Herkunft des Endocards der Amphibien beginnt mit GOETTE (1875). Die älteren Arbeiten von REICHERT (1840), VOGT (1842), REMAK (1855), STRICKER (1860), VAN BAMBEKE (1870) und OELLACHER (1871) kommen für sie kaum in Betracht. Die Arbeiten von REMAK, VAN BAMBEKE und OELLACHER finden sich bei GOETTE referiert.

Ein Eingehen auf GOETTES erste Arbeit (1869) erscheint angesichts der vielen wichtigen Erweiterungen, die die zweite enthält, unnötig. Nach der großen Monographie über die Unkenentwicklung (1875) entsteht das Endocard aus einer „lockeren, nicht zusammenhängenden Schicht“ von Zellen, die sich in der Region vor der Leberanlage vom Darmblatt ablöst, „um vielleicht in Verbindung mit einigen vom Visceralblatt stammenden Bildungszellen eine zarte, zunächst bloß untere und seitliche Auskleidung der primitiven Herzhöhle zu bilden“. Kaudalwärts schließen an das Herz die beiden Dotterdarmvenen an; ihr Endothel entsteht aus „vom Visceralblatt gelöstem Bildungsgewebe“, also aus Mesenchymzellen der Splanchnopleura. Alle übrigen Gefäße — auf die näheren Angaben wird im folgenden Abschnitt zurückzukommen sein — entstehen als Lückenräume im „interstitiellen Bildungsgewebe“. Es ist also das ganze Endothelsystem nach GOETTE mesoblastischen Ursprunges, mit alleiniger Ausnahme des Endocards; doch auch für dieses wird die Möglichkeit einer Anteilnahme mesoblastischer Bildungszellen zugegeben. Das erste geschlossene Endothelrohr ist das unpaare, median gelegene Herz. Das Gefäßsystem ist — mit Ausnahme des Herzens — phylogenetisch auf einen Lückenraum im „Bildungsgewebe“ zurückzuführen.

Von den Resultaten dieser grundlegenden und klassischen Untersuchung weichen die der späteren Beobachter nicht unerheblich ab. Auch hat keiner von denen, die die Endothelentstehung bei Amphibien zum speziellen Gegenstand ihrer Untersuchung machten, wieder versucht, das gesamte Gefäßsystem aus seiner Entwicklung heraus verstehen zu wollen. Die Untersuchung bleibt im wesentlichen auf Herz und Dotterdarmvenen beschränkt; die peripheren Gefäße bleiben unberücksichtigt. Es werden über ihre Bildungsweise nur Vermutungen ohne eingehendere Begründung aufgestellt (RABL, BRACHET). Den eigentlichen Kernpunkt dieser Untersuchungen bildet die Frage: Ist das Endocard mesodermaler oder entodermaler Herkunft?

Zwei Arbeiten haben hier vor allem Richtung gebend und bestimmend auf spätere Untersuchungen gewirkt, die von RABL und die von SCHWINK.

Die Anuren betreffend, ist die erste größere Untersuchung nach GOETTE die von SCHWINK (1890, 1891). Er findet bei *Rana fusca* und *Bufo vulgaris* die Bildungszellen der Endothelien an denselben Stellen wie GOETTE. Das heißt, er findet freie, mesenchymatöse Zellen zwischen Darmwand und Mesoblast. Vor der

Leberanlage, an der Stelle von SCHWINKS „Darmmentoderm“, liegen sie median; weiter kaudal — hier ist die Region von SCHWINKS „Dotterentoderm“ — hat sich die mediane Anlage gabelig geteilt und stellt zwei laterale Züge von Zellen dar. Während aber nach GOETTE alle diese Zellen in loco entstehen, liegt ihr Ursprung nach SCHWINK ausschließlich im kaudalen Teil der Anlage. Hier, also im Gebiet der Dotterdarmvenen beginnt die Bildung der Gefäßzellen, und erst später erreichen sie vermittelt aktiver, kranial gerichteter Wanderung schließlich den Ort der Herzanlage und liefern das Material für das Endocard. Der Ursprung der Gefäßzellen der Dotterdarmvenen liegt aber nicht, wie GOETTE annahm, im Mesoblast, sondern es lösen sich diese Zellen aus dem „Dotterentoderm“. Der erste geschlossene Endothelschlauch ist aber nach SCHWINK wie nach GOETTE das von Anfang an unpaare und median gelegene Herz.

In einer sehr eingehenden und genauen Untersuchung über *Rana temporaria* stellt BRACHET (1903b) das Vorhandensein der freien Gefäßzellen wieder an den nämlichen Stellen fest und kommt hinsichtlich ihres Ursprunges zu folgenden Resultaten. Auf frühen Stadien ist der Mesoblast vor der Leberanlage in der ventralen Mittellinie verdickt. Später isoliert sich dieser Bezirk vom übrigen Mesoblast; seine Zellen, die Gefäßzellen, werden spindelförmig, wandern aus und gelangen zwischen Darmwand und Mesoblast. Die Gefäßzellen legen sich zur Bildung des Endocards aneinander. In gleicher Weise wandern aus dem weiter kaudal gelegenen medio-ventralen Mesoblastbezirk die Gefäßzellen der Dotterdarmvenen aus.

Eine Anzahl anderer Arbeiten, die sich auf die Endocardbildung bei Anuren beziehen, aber nichts Wesentliches zur Klärung der Frage beitrugen, seien nur kurz erwähnt.

BLASCHEK (1885 — *Rana temporaria*, *Bufo*). Ventralwärts wandernde Zellen aus den Ursegmenten liefern das Endocard.

MARSHALL (1890 — *Rana temporaria*). Die Endocardzellen entstehen vom Kiel der durch RABL (1887) bei Urodelen beschriebenen Entoblastrinne aus, die Venen an der Oberfläche des Dotters.

RUDNEW (1892, nach STIEDA — *Rana temporaria*). Die Dottervenen werden zuerst, das Endocard als ihre Fortsetzung gebildet. Der Ursprungsort der Gefäßzellen ist der Entoblast und wird offenbar übereinstimmend mit SCHWINK angenommen.

SALENSKY (1895 — Frosch). Das Endocard entsteht durch Ausstülpung aus dem Myocard.

SAMPSON (1904 — *Hylodes martinicensis*). „The heart develops from the mesoderm ventral to the pharynx.“ Keine näheren Angaben.

Ebenfalls widersprechend sind die Angaben über die Endocardbildung bei Urodelen.

Bei diesen verläuft nach RABL (1887, (*Salamandra atra*, *Sal. maculosa*, *Triton taeniatus*) eine ventrale sagittale Rinne im Entoblast vom Mandibularbogen an nach hinten. Sie liegt genau an der Stelle, an der später das Endocard erscheint, und RABL vermutet einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden Bildungen.

BRACHET (1898) erhebt diese Vermutung zur Gewißheit. Er findet bei *Triton alpestre* an Stelle einer Rinne im Entoblast einen soliden Entoblastkiel. Dieses unpaare, mediane Gebilde ist die Herzanlage, die vorn mit der Anlage des Mundes, hinten mit der der Leber kontinuierlich zusammenhängt. Die Endothelien der Dottervenen entstehen teils aus dem „Dotterentoderm“, teils auf Kosten der Blutinseln. An dieser Ansicht über die Herzentstehung hält BRACHET (1903b) nach erneuter Prüfung seiner Präparate von *Triton* und *Axolotl* auch noch nach den Feststellungen über *Rana temporaria* fest. Das Abweichende im Befund bei beiden Amphibiengruppen wird damit erklärt, daß bei Urodelen der mediale Teil des Mesoblasts, der die Gefäßanlagen liefert, später vom Entoblast abgespalten wird, als der übrige Mesoblast; die entoblastische Entstehung ist also nur eine scheinbare. Diese Annahme wird durch die Befunde bei den Untersuchungen über die Mesoblastbildung bei Amphibien (1903a) gestützt.

Abweichend sind die Befunde SCHWINKS (1890, 1891, *Triton alpestre*, *Salamandra atra*, *Siredon pisciforme*). Er findet auch bei Urodelen seine „Gefäßzellen“, und zwar in derselben oder doch nahezu gleichen Lagerung wie bei Anuren, und leitet sie hier ebenfalls von den Seitenrändern des Dotterentoblasts ab, von wo aus die Endocardzellen ihren definitiven Ort durch aktives Wandern erreichen.

Die Arbeit HOUSSAYS (1893) über *Siredon* gibt nur eine Variante der SCHWINKSchen Darstellung, von der sie in erster Linie durch den Mangel solider Beobachtungsgrundlagen unterschieden ist. Der Ursprung der Gefäßzellen ist nach HOUSSAY nicht auf das „Dotterentoderm“ beschränkt, sondern auch auf das „Darmentoderm“ ausgedehnt. Paarige solide „Anlagen“ bilden, am Vorderende verschmelzend, das Herz. Auf diese ziemlich umfangreiche Arbeit im Späteren näher einzugehen, würde zu weit führen. Es

sei darum an dieser Stelle in Kürze hervorgehoben, was bereits BRACHET (1903b) geäußert hat, daß nämlich von einer segmentalen Anlage der Dottervenen so wenig wie von einer solchen der Blutinsel irgend etwas zu sehen ist, und daß kein Grund zur Annahme eines „Parablast“ im Sinne HOUSSAYS vorliegt. Auch eine Anzahl anderer Angaben, die Entstehung der Aorta, des Ductus Cuvieri etc. betreffend, konnten nicht bestätigt werden. Die abweichenden Beobachtungen sind im folgenden niedergelegt. Auf eine ausführliche Widerlegung der Angaben HOUSSAYS wird verzichtet.

Bei PATT (1897) findet sich anläßlich einer Arbeit, die sich im übrigen nicht mit dem Gefäßsystem beschäftigt, folgende bei-läufig hingeworfene Bemerkung: „In Necturus cells which form the endothelium of the heart, also appear to rise from the entoderm. There are however mesodermic cells in the immediate neighbourhood, to which those endothelial cells might possibly be traced, by one strongly convinced, that the origin of the vascular system is or ought to be throughout mesodermic“ (p. 301).

JOHNSTON (1903 — Salamander, Art nicht bestimmt). Herz-entstehung aus medio-ventralem Entoblast, als verspätete Mesoblastabspaltung aufgefaßt. Begründung ähnlich wie bei BRACHET (1903b), doch ohne so wertvolles und umfangreiches Beweismaterial.

Konnte also für Anuren die Entstehung der Herz- und Venenendothelien aus freien Gefäßzellen als sicher angenommen werden und handelte es sich hier nur noch darum, den Ursprung dieser freien Zellen zu ermitteln, über den so durchaus verschiedene Angaben vorlagen, so war für Urodelen außerdem noch fraglich, ob hier ebenfalls eine Entstehung aus freien Zellen oder die Abschnürung einer soliden Zellmasse vorliege.

1. Anuren (Bufo).

Zum Ausgangspunkt der Darstellung diene ein Embryo von 2—3 Somiten.

Fig. 2 stellt den ventralen Teil eines Querschnittes in der Gegend des Hyoidbogens dar. Die einschichtige Darmwand ist an ihrer peripheren Grenzfläche annähernd glatt, ohne bedeutendere Hervorragungen. Nirgends zeigt sich eine Lockerung des epithelialen Verbandes. Die Anhäufungen des Pigments zu zarten Grenzlinien zwischen den Zellen sind der einzige, auch nur an einigen Stellen kenntliche Ausdruck ihrer Selbständigkeit. Soweit

die Form der einzelnen Zelle kenntlich ist, zeigt sie als Zeichen dichter epithelialer Anordnung deutlich abgeplattete Wandungen.

Einen ebenfalls typisch epithelialen Bau zeigt das äußere Körperepithel (Fig. 1). Da es für die Gefäßzellbildung vorläufig nicht in Frage kommt und auch nie mit ihr in Verbindung gebracht wurde, so bleibt es in der weiteren Darstellung zunächst unberücksichtigt.

Wesentlich anders als Darmwand und Körperepithel verhält sich der Mesoblast. In der dorsalen Hälfte des auf Fig. 2 wiedergegebenen Teiles stellt er noch eine kompakte Zelllage dar. Auch hier bedingt die feste Aneinanderlagerung der Elemente gegenseitige Abplattung der Wandung. Trotzdem ist die Grundform der Zelle im wesentlichen die der freien, nicht epithelialen Zelle: rundlich oder oval.

Diese Eigenart der Zellen ist für einen großen Teil des Mesoblasts auf diesem Stadium charakteristisch, und man wird sie wohl mit der Rolle, die der Mesoblast als Mesenchymbildner spielt, in Zusammenhang bringen dürfen, indem man sie als eine Art Vorstadium der völligen Isolierung einzelner Elemente aus ihrem dichten Verbande auffaßt.

Eine solche Isolierung ist nahezu erreicht an den freien Enden des Hyoidbogens (Fig. 2). Einzelne Zellen scheinen hier völlig frei zu liegen; an anderen sieht man die Fortsätze, mittels deren sie miteinander in Verbindung stehen. Die Zellformen sind nur zum Teil noch rundlich oder oval; meist handelt es sich um Zellen mit mehreren, bisweilen fadenförmigen Fortsätzen, also um den Typus der embryonalen Bindegewebs- oder Mesenchymzelle. Die ventralen Enden der Visceralbogen sind denn auch in der Tat, wie sich auf späteren Stadien zeigt, sehr wesentliche Bildungsherde des Mesenchyms.

Ich gebrauche den Ausdruck „Mesenchym“ in dem von HERTWIG (1881) definierten Sinne und verstehe darunter embryonale Zellen, die einzeln aus dem epithelialen Verbande oder — etwas weiter gefaßt — aus einem Komplex, eventuell auch nicht epithelialer, fest aneinander gelagerter Zellen austreten. In rein histologisch-deskriptivem Sinne ist dieser Begriff wohl aufrecht zu erhalten, trotz der Unmöglichkeit einer überall streng durchführbaren Unterscheidung zwischen epithelialer und mesenchymatöser Zellanordnung. Die allgemein morphologische Bedeutung, die dem Begriff nach der HERTWIGSchen Theorie zukommt, messe ich ihm nicht bei.

Unter den Begriff des Mesenchyms fallen also hiernach alle freien embryonalen Zellen, auch die bereits in irgend einer Richtung stärker spezialisierten Formen, bis zu ihrem abermaligen Eintreten in einen festen Verband, wie z. B. den des Bindegewebes. Alle spezialisierten Formen sind auf ein indifferentes gemeinsames Ausgangsstadium zurückzuführen.

In Fig. 2 reichen die freien Enden des Mesoblasts nicht bis zur Mittellinie, sondern sind durch einen zellfreien Zwischenraum voneinander getrennt. In diesen Zwischenraum ragt eine seichte, ventralwärts gerichtete Ausbuchtung der Darmwand hinein.

Verfolgt man diesen medio-ventralen Teil der Darmwand kaudalwärts, so sieht man, daß er sich verdickt und keilförmig gegen das äußere Körperepithel vor-
drängt (Textfig. 1 a). Eine seichte, dem Darmlumen zugekehrte Rinne entspricht dem ventral gerichteten Zapfen. Der Mesoblast ist beiderseits weiter gegen die Mittellinie vorgerückt und ist nur durch den Entoblastzapfen von ihr getrennt. Drei Schnitte weiter kaudalwärts (Textfig. 1 b), ist von der Rinne der Darmwand nichts mehr zu sehen. Das ventrale Ende des Entoblastzapfens ist verschmälert; die freien Enden des Mesoblasts sind der Mittellinie noch näher gerückt.

Der folgende Schnitt (Textfig. 1 c) trifft das hintere Ende des Entoblastkiels nahezu tangential; der Mesoblast hat die Mittellinie erreicht. Er nimmt sie völlig ein auf dem folgenden Schnitt (Fig. 3), an dem eine Verdickung der medio-ventralen Darmwand nur noch in Spuren kenntlich ist.

Dieser ventrale Entoblastzapfen hat in der Geschichte der Untersuchungen über die Herkunft des Endocards der Anamnier eine große Rolle gespielt. GOETTE (1890) führt das Endocard der Petromyzonten, RÜCKERT (1888) das Vorderende der Herzanlage von *Pristiurus* und *Torpedo*, KELLICOTT (1905) die Endocardzellen von *Ceratodus* — wenigstens teilweise — auf ihn zurück. Daß RABL (1887) und BRACHET (1898) eine gleiche Beziehung für die

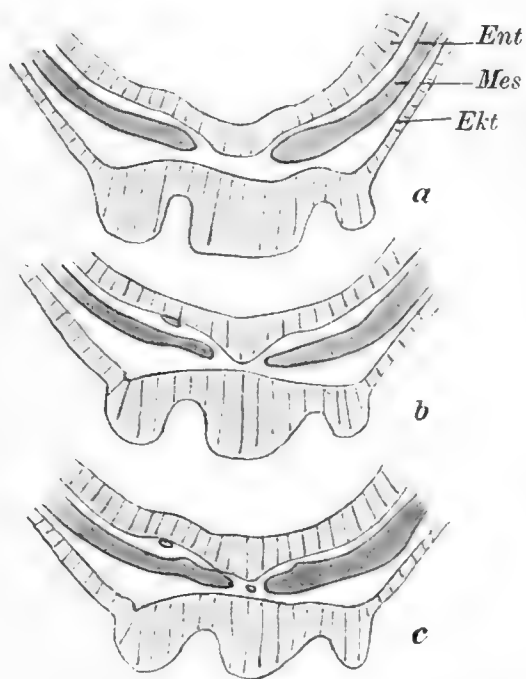


Fig. 1a—c. *Bufo*, 2—3 Somite.
Ent Darmwand, Mes Mesoblast, Ekt
äußeres Körperepithel. Vergr. 45:1.

Urodelen annahmen, wurde in der Literaturübersicht schon gesagt. Bei Besprechung der Urodelen wird hierauf zurückzukommen sein. Hier soll nur noch erwähnt werden, daß von einem Beobachter, MARSHALL (1890), auch für Anuren eine Ableitbarkeit der Endocardzellen aus diesem Entoblastkiel angenommen wird.

Auf dem vorliegenden Stadium ist die Begrenzung der Darmwand durchaus klar und ein Zusammenhang des Entoblastkiels mit den Gefäßzellen völlig ausgeschlossen.

Dieser Entoblastkiel wird nun nach MÜLLER (1871) zur Thyreoidea; da ich aber auf den von mir untersuchten Stadien über seine weitere Entwicklung und sein definitives Schicksal nichts feststellen konnte und daher unentschieden lassen muß, ob er ganz in die Bildung der Schilddrüse eingeht, wie RUDNEW (1892) für *Rana temporaria* angibt, oder ob er eine Rückbildung erfährt, wie das nach SWAEN und BRACHET (1900) für die offenbar entsprechende Bildung bei *Salmo fario* der Fall ist, so ziehe ich vor, den indifferenten Ausdruck „Entoblastkiel“ im folgenden beizubehalten.

Fig. 3 stellt den ersten Schnitt der Serie dar, auf dem der Mesoblast die ventrale Mittellinie einnimmt. Der vom Schnitt getroffene Teil ist das ventrale Ende des 1. Kiemenbogens. Es geht ohne sichtbare Grenze kranialwärts in das freie Ende des Hyoidbogens über. Die Bogen sind nur dorsalwärts durch die Anlagen der entoblastischen Kiementaschenfalten voneinander isoliert.

Es ist auf den ersten Blick klar, daß der Charakter des Mesoblasts in den beiden Visceralbogen (Fig. 2 u. 3) im wesentlichen der gleiche ist.

In Fig. 3 zeigt der Mesoblast im dorsalen Teil dicht gefügte, rundliche oder ovale Zellen und in allmählichem Uebergang zu den beiden ventralen Enden freie, hier vielleicht zum Teil schon völlig gelöste Mesenchymzellen. An mehreren Stellen lagern diese Zellen der Darmwand an. Es ist aber, besonders bei starker Vergrößerung, leicht kenntlich, daß es sich nur um eine Anlagerung, nicht etwa um einen direkten Zusammenhang mit der Darmwand handelt. Hingegen ist ein direkter Zusammenhang der sich lösenden Zellen mit dem Mesoblast an mehr als einer Stelle deutlich kenntlich.

Die Darmwand hat im Vergleich zu Fig. 2 an Dicke zugenommen; sie ist aber noch deutlich einschichtig. Die periphere Grenzlinie zeigt welligen Verlauf, im übrigen völlig das für Fig. 2 beschriebene Verhalten. Sie ist frei von beträchtlichen Vorsprüngen,

frei vor allem von kernhaltigen Vorsprüngen. Das dichte epitheliale Gefüge zeigt nirgends eine Lockerung.

Aus dem spezielleren histologischen Verhalten der Darmwand einerseits, des Mesoblasts andererseits, aus dem unmittelbaren Zusammenhang einiger der frei werdenden Zellen mit dem Mesoblast, aus ihrer Beziehung zur Darmwand, die in klarer Weise immer nur eine Anlagerung ist, geht wohl mit Sicherheit hervor, daß eben diese frei werdenden Zellen, die in der Folge völlig frei zwischen Darmwand und Mesoblast zu liegen kommen, keinen andern Ort zum Mutterboden haben, als jene medio-ventrale Mesenchym-Bildungszone des Mesoblasts. Diese frei werdenden Zellen sind die späteren Endocardzellen.

In der eben beschriebenen Region hat die Mesenchymbildung im ventralen Mesoblastbezirk ihren Höhepunkt erreicht. Weiter kaudalwärts nimmt die Zahl der austretenden Zellen ab. Der Mesoblast, der auf diesem Stadium von hier bis ans Hinterende überall die ventrale Mittellinie einnimmt, zeigt nun auch in diesem ventralen Teile ein festeres Gefüge und ist hier schließlich in nichts mehr von den dorsalen Mesoblastbezirken zu unterscheiden. Fig. 4 trifft das hinterste Ende der Mesenchym-Bildungszone. Die Darmwand zeigt im Vergleich zu den weiter kranial gelegenen Teilen keine Veränderung. Sie ist nach wie vor einschichtig mit glattwandiger Begrenzung. Der Mesoblast aber zeigt ein anderes Verhalten, als ihm weiter kopfwärts zukam. Er breitet sich über die Mittellinie als festgeschlossene Schicht aus, an der jetzt zwei Lagen von Zellen durchwegs kenntlich sind. Die Zellen sind ebenso wie die der Darmwand dicht aneinander gelagert; die rundlichen Formen gehen lateralwärts deutlich in mehr geradwandig begrenzte über. Die einzigen augenfälligen Anzeichen von Mesenchymbildung sind die über das Niveau des Zelllagers heraustretenden Elemente: links auf der Figur eine nur wenig vorspringende Zelle, der Mittellinie genähert 2 mit dem Mesoblasten ebenfalls noch fest verbundene Zellen. Sie ragen als ein Fortsatz des Mesoblasts in den Zwischenraum zwischen Darmwand und Mesoblast hinein; zwischen ihnen und der Darmwand bleibt ein deutlich kenntlicher Spaltraum.

Der eben beschriebene Schnitt zeigte das Hinterende der Mesenchymbildungszone. Verfolgt man diese Zone von dem als Ausgangspunkt genommenen Schnitt (Fig. 2) weiter kopfwärts, so sieht man sie zunächst auf die freien Enden des Mandibularbogens übergehen.

Fig. 1 zeigt einen etwas schief geführten Schnitt durch diese Region. Der in der Abbildung rechts gelegene Teil ist weiter kranial getroffen.

Die Darmwand zeigt eine ventral gerichtete 'Ausbuchtung'; dieser gegenüber liegt eine Ektoblastverdickung, beide Bildungen bedingt durch die, ca. $20\ \mu$ weiter kranialwärts liegende, Ektoblastverbindung der Rachenhaut.

Die Darmwand verhält sich hinsichtlich ihres feineren histologischen Baues ebenso wie auf den bisher beschriebenen Schnitten.

Die Mesoblastelemente liegen scheinbar regellos, hier dicht gedrängt, dort mehr vereinzelt, durch Lücken voneinander getrennt. Nichts von epithelialer Anordnung, von geschlossenen Schichten. Als ein Ort lebhafter Vermehrungsvorgänge wird das ventrale Ende des Mandibularbogens durch mehrere Mitosen gekennzeichnet. Verglichen mit den entsprechenden Teilen des Hyoidbogens (Fig. 2), zeigt sich hier die lockere Anordnung der Zellen über ein größeres Gebiet ausgebreitet.

Dies Gebiet nimmt weiter kranialwärts noch mehr zu. Hier geht das ventrale Ende des Mandibularbogens ohne Grenze in das große Mesenchymgebiet des Kopfes über, das zu dieser Zeit schon eine große Anzahl völlig isolierter, freier Mesenchymzellen enthält.

Bei dem Embryo von 2—3 Somiten besteht also eine medio-ventrale Mesenchym-Bildungszone des Mesoblasts. Sie beginnt mit den freien Enden des Mandibularbogens, ist auf diejenigen des Hyoidbogens fortgesetzt, erreicht mit dem medianen Zusammenschluß der ventralen Teile des 1. Kiemenbogens die Mittellinie und breitet sich von hier aus noch eine Strecke weit kaudalwärts aus. Nach vorn geht sie in das Mesenchymgebiet des Kopfes über. Ihr hinteres Ende liegt ca. $60\ \mu$ vor Beginn des Leberdivertikels. Folgende Stadien zeigen, wie diese letzte Lagebeziehung sich allmählich verändert, und wie sich die Mesenchymbildungszone bis in die Region des Leberdivertikels kaudalwärts ausdehnt.

Ein Teil der im ventralen Mesoblastbezirk gebildeten Mesenchymzellen wird zum Endocard, der Teil nämlich, dessen Isolierung an der Stelle des medianen Zusammenschlusses des Mesoblasts, dicht hinter dem Kaudalende des Entoblastkiels, aus Teilen des 1. Kiemenbogens beginnt. Der kaudalwärts anschließende Bezirk liefert die Endothelien der Dotterdarmvenen.

Dies soll im folgenden näher ausgeführt werden.

Bei einem Embryo eines älteren Stadiums (3—4 Somite) ist die Gefäßzellenbildung weiter vorgeschritten, und zwar breitet sich die Isolierung mesoblastischer Elemente von der Region, die auf dem vorigen Stadium als die des Höhepunktes der Mesenchymbildung bezeichnet wurde, nach vorn, nach hinten und lateralwärts allmählich aus. Dabei kommen die austretenden Elemente in nahe Beziehung zu dem jetzt sehr charakteristisch gestalteten Entoblastkiel. Dieser selbst scheint übrigens sehr variabel zu sein; in ähnlich ausgeprägter Weise wie bei dem in Rede stehenden Embryo habe ich ihn nur ein einziges Mal wiedergesehen.

Textfig. 2a—e zeigt, wie die im Darmboden gelegene Rinne seitlich von 2 Wülsten begrenzt wird (a), wie diese Wülste 2 Schnitte ($\approx 10 \mu$) weiter hinten sich medianwärts bis zur Berührung genähert und so die Rinne zu einem Rohr abgeschlossen haben (b), wie nach 3 weiteren Schnitten das Lumen dieses Rohres, das einen kaudal gerichteten Blind sack darstellt, verschwunden ist und eine solide Entoblastmasse zwischen die freien Mesoblastenden eingedrängt erscheint (c). Auf dem folgenden Schnitt (d) hängt diese Masse nur noch durch einen dünnen Stiel mit der Darmwand zusammen. Noch ein Schnitt weiter, und diese Verbindung ist ganz gelöst (e). Unmittelbar hinter dem kaudalen Ende der ventralen Entoblastverdickung treffen hier wie auf vorigem Stadium die freien Enden des Mesoblasts in der Mittellinie zusammen, und hier liegt

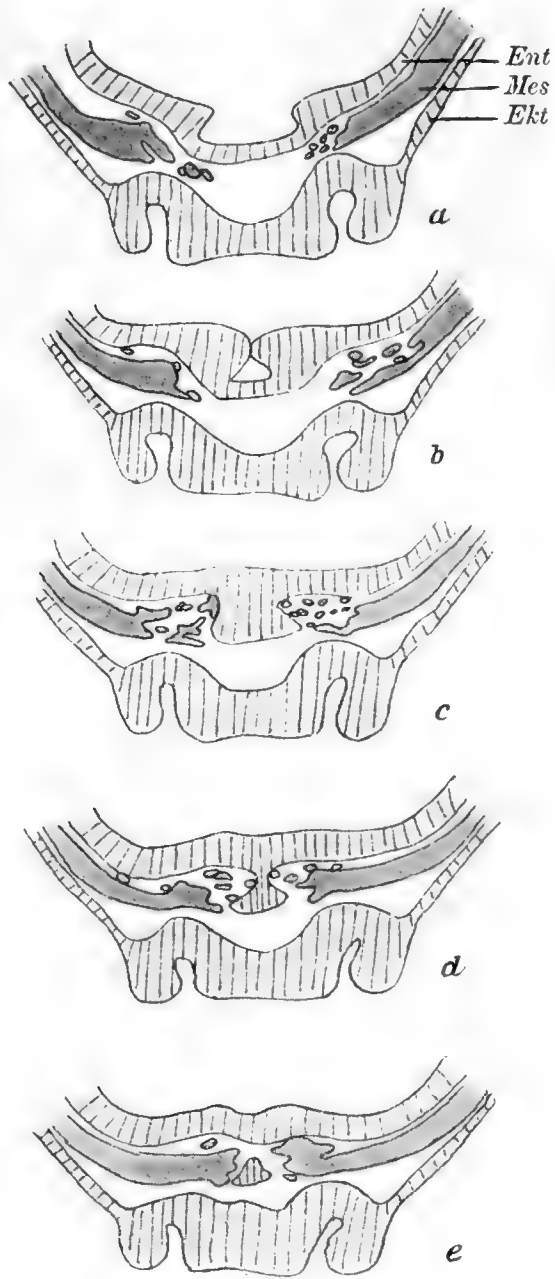


Fig. 2a—e. Bufo, 3—4 Somite. Ent Darmwand, Mes Mesoblast, Ekt äußeres Körperepithel. Vergr. 45 : 1.

wieder das Gebiet, in dem die Isolierung der Gefäßzellen ihren Anfang genommen hat und nun am weitesten vorgeschritten ist.

Der Schnitt der Fig. 6, der diese Region wiedergibt, ist in der Richtung *a—b* der Textfig. 3 geführt, die den medianen Sagittalschnitt desselben Embryos darstellt. Der Sagittalschnitt ist unter möglichster Vermeidung allen Schematisierens aus den Querschnittsbildern der Serie rekonstruiert. Die Linie *a—b* gibt also die Lage des Querschnittes der Fig. 6 genau wieder.

Die engste räumliche Beziehung zwischen Entoblast und Gefäßzellen findet sich auf Textfig. 2 c, weshalb dieser Schnitt

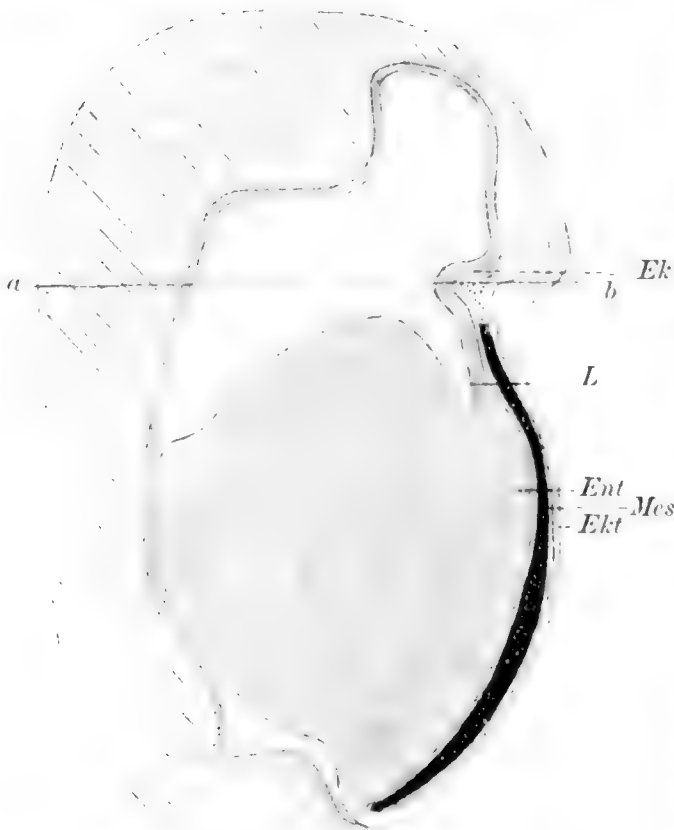


Fig. 3. Bufo, 3—4 Somite. Rekonstruktion des medianen Sagittalschnittes. *Ent* Darmwand, *Mes* Mesoblast, *Ekt* äußeres Körperepithel, *L* Leberdivertikel, *Ek* Entoblastkiel (Thyrecoidea). *a—b* Schnitt Fig. 6. Vergr. 42 : 1.

in stärkerer Vergrößerung wiedergegeben werden soll, Fig. 5. Die

Entoblastverdickung erscheint dreieckig mit ventraler Basis; ihre Spitze geht in die Darmwand über. Wenn man in Betracht zieht, daß es sich um das Ende eines vom Darm ausgehenden Blindsackes handelt, wird der feinere Bau der

Entoblastverdickung leicht verständlich. Ihr Zentrum entspricht der dem Darmlumen zugekehrten Darmwandfläche, ist pigmentiert wie sie und enthält die Kerne. Die Peripherie entspricht der Außenfläche der Darmwand und ist folglich kern-

und annähernd pigmentfrei. (Dieser Unterschied in der Pigmentierung der Darmwand ist nicht auf allen Figuren zu sehen. Er tritt nämlich nur an mit Safranin gefärbten Präparaten hervor, aus Gründen, auf die bei Besprechung der Technik eingegangen wurde.)

Die Abgrenzung gegen die freien Mesoblastzellen ergibt sich hieraus von selbst. Mögen diese noch so dicht angelagert sein,

mögen sie stellenweise sogar in direktem Zusammenhang mit dem Entoblast zu stehen scheinen — solche Bilder sind, da es sich an dieser Stelle um einen Schiefschnitt des schräg kaudal und ventral vorragenden Entoblastzapfens handelt, unvermeidlich — ihre stärkere Pigmentierung einerseits, die kern- und pigmentfreie periphere Entoblastzone andererseits, geben doch eine unzweideutige Grenze an. Zudem zeigt der Entoblast in diesem ventralen Vorsprung durchaus das ihm auch sonst überall eigene, bereits mehrfach betonte feste Gefüge, das, verglichen mit den Mesoblastenden, eine Mesenchymbildung von seiner Seite sehr unwahrscheinlich erscheinen läßt. Es ist eine Ableitbarkeit der Gefäßzellen von diesem Teil des Entoblasts für Anuren auch nur ein einziges Mal, wie bereits erwähnt (MARSHALL 1890), behauptet worden.

Fig. 6 entspricht Fig. 3 des vorigen Stadiums: der erste Schnitt hinter dem Entoblastkiel, die Stelle ventro-medianer Vereinigung der freien Mesoblastenden. Die mesenchymatöse Lockerung hat, verglichen mit vorigem Stadium, zugenommen. Sie ist lateralwärts auf ein größeres Gebiet des Mesoblasts ausgedehnt. Auch die Zahl der freien, bereits ausgetretenen Elemente hat sich vermehrt. An den Stellen, an denen sie frei zwischen Darmwand und der Hauptmasse des Mesoblasts liegen, ist die Darmwand eingedellt, wahrscheinlich durch den Druck der infolge der Fixierung etwas geschrumpften, im Leben jedenfalls dicht anliegenden Gefäßzellen. Die Abgrenzung der Gefäßzellen gegen die Darmwand ist aber überall von unzweideutiger Klarheit. Es sei nochmals die auch hier wieder in aller Schärfe kenntliche glattwandige Begrenzung des Darmes und das feste Gefüge seiner Zellen einerseits, die offenbare Lockerung im ventralen Mesoblastbezirk andererseits betont.

Einige Schnitte weiter kaudalwärts, gegen die hintere Grenze der Mesenchym-Bildungszone, ist die mesenchymatöse Lockerung auf einen kleineren Bezirk des Mesoblasts beschränkt und die Isolierung der Gefäßzellen noch nicht so weit fortgeschritten (Fig. 7). Die Gefäßzellen stehen beiderseits noch in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Mesoblast.

Das Bild scheint übrigens die Annahme BRACHETS (1903 b) zu bestätigen, daß es gerade der am weitesten medial gelegene Bezirk des Mesoblasts ist, der die Gefäßzellen liefert. Ähnliche Bilder sind für das Hinterende der Mesenchymbildungszone durchaus charakteristisch; es scheint sich um ein lateral gerichtetes

Austreten mehr oder weniger kontinuierlicher Zellketten zu handeln. Die weiter kranial liegenden Teile dieses Bezirks (Fig. 3 u. 6) zeigen aber eine so strenge Lokalisation auf eine mediale Zone, wie sie BRACHET für *Rana temporaria* angibt, nicht. Ich lege auf diese Differenz aber kein besonderes Gewicht; denn die Konsequenzen, die sich aus einem mehr vereinzelt Austreten von Gefäßzellen aus einem größeren Mesoblastbezirk gegen BRACHETS Annahme eines zirkumskripten Endothelbildungsbezirks des Mesoblasts ziehen ließen, ergeben sich klarer und einwandfreier aus der später zu besprechenden Ursprungsweise der Gefäßendothelien aus Wanderzellen und im Bindegewebe.

Am Hinterende der Mesenchym-Bildungszone, Fig. 7, sind die Gefäßzellen nach Art einer flachen Rinne angeordnet, deren Ränder sich an die Darmwand anlegen. Zwischen der Gefäßzellkette und der Darmwand bleibt ein schmaler Spaltraum, derselbe, den GOETTE (1875) als Herzhöhle bezeichnet. Seine Fig. 133, die einen Schnitt durch die gleiche Region darstellt, hat mit dem hier gegebenen Bilde große Aehnlichkeit.

Macht schon Fig. 7 den Eindruck, als ob die Gefäßzellen von ihrem medialen Ursprungsort aus auf einer lateral gerichteten Wanderung begriffen wären, so wird diese Vorstellung noch begünstigt durch Bilder, wie sie im Bereich des vordersten Abschnitts des Leberdivertikels bei einem älteren Embryo (5 bis 6 Somite) zu finden sind (Fig. 8). Der Mesoblast zeigt hier nur geringfügige mesenchymatöse Auflockerung. Die Mittellinie ist von Gefäßzellen frei. Seitlich aber liegen jederseits zwei Gefäßzellen, der Darmwand zum Teil fest angeschmiegt.

Neben den schon wiederholt geäußerten Argumenten für die mesoblastische Entstehung der Gefäßzellen spricht auch die so ausgeprägte Spindelform der der Darmwand angelagerten Zellen und der Umstand, daß die Längsseite der Spindel der Darmwand anliegt, dafür, daß diese Zellen nicht im Austreten aus der Darmwand begriffen sind, oder dieser Austritt sich eben vollzogen hätte.

Es sind diese seitlich gelagerten Zellen die ersten Anlagen der Dotterdarmvenen; sie sind auf diesem Stadium noch sehr spärlich. Der abgebildete Schnitt liegt hart vor ihrer hinteren Grenze. Bei älteren Embryonen nehmen sie an Menge zu. Verfolgt man sie hier von der eben charakterisierten Region aus kaudalwärts, so sieht man, wie sie sich immer mehr von der Mittellinie entfernen und also zwei dorsolateral und kaudal gerichtete Züge unregelmäßig gelagerter einzelner Zellen darstellen,

die ihren gemeinsamen Ausgangspunkt in topographischem Sinne in der Gegend des späteren Herzens haben.

Die Herkunft der Venenzellen ist für den proximalen Venenabschnitt jedenfalls noch in der medio-ventralen Mesenchymbildungszone des Mesoblasts zu suchen; das machen Bilder wie Fig. 7 wenigstens wahrscheinlich. Was die Entstehung des eigentlichen Hauptabschnittes der Venen anlangt, so konnte sie nur bei Siredon untersucht werden.

Die Gefäßzellen der Venen sind es, von denen SCHWINK (1890, 1891) für alle Amphibien die Endothelien des Herzens ableitet, und diese Gefäßzellen sollen nach ihm aus den lateralen Teilen der Darmwand ihren Ursprung nehmen. Wie starke Gründe mir gegen letztere Annahme zu sprechen scheinen, geht wohl aus der ganzen bisherigen Darstellung hervor. Hier sei nur noch hervorgehoben, daß sich die zeitliche Folge des Auftretens der Gefäßzellen mit der SCHWINKSchen Annahme einer kranial gerichteten Wanderung der Gefäßzellen nicht deckt. Die Gefäßzellen der Dottervenen treten nicht zuerst, sondern im Gegenteil nach den Endocardzellen auf; und in der Gegend, von der SCHWINK sie ihren Ursprung nehmen läßt — laterale Wand des „Dotterentoderms“ — sind sie bei einem Embryo von 5—6 Somiten noch gar nicht vorhanden, während die Gefäßzellen des Herzens diejenigen sind, die zu allererst auftreten und deren Isolierung bei einem Embryo von 2—3 Somiten bereits begonnen hat.

Wie aus den freien Gefäßzellen die Endothelien hervorgehen, davon mag Fig. 9 und Fig. 22 eine Vorstellung geben. Embryo 11—12 Somite. Die Gefäßzellen tragen deutlich den Charakter embryonaler Bindegewebszellen mit unregelmäßigen, zum Teil langgestreckten Fortsätzen. Sie haben sich aneinander gelagert, und einige von ihnen begrenzen einen schmalen spaltförmigen Hohlraum. Dieses primitive „Endothel“ — wenn man ihm diesen Namen schon beilegen darf — hängt noch mit Zellen zusammen, die zur Umgrenzung des Hohlraums offenbar in gar keiner Beziehung stehen; so den beiden Zellen, die auf der Abbildung links durch einen dünnen Fortsatz mit dem Endothel zusammenhängen, und der einen Zelle, die etwa in der Mitte ihm aufsitzt, von der Begrenzung des Lumens aber deutlich ausgeschlossen ist.

Auch wenn die Vorgeschichte der Gefäßzellen nicht bekannt wäre, würde ein solches Bild eine irgendwie „epitheliale“ Entstehung des Endothels zum mindesten sehr unwahrscheinlich erscheinen lassen.

Ob diese anliegenden Zellen sich später zwischen die Wandzellen einschieben und so den anfangs geringfügigen Hohlraum vergrößern helfen, oder ob diese Vergrößerung durch eine Vermehrung und durch Wachstum und Abplattung der Zellen selbst geschieht, kann ich nicht entscheiden. Das Längenwachstum des Schlauchs vollzieht sich aber jedenfalls im wesentlichen durch Anlagerung neuer, vormals freier Elemente, wie bei den Gefäßen, bei deren Besprechung die Gründe für diese Annahme beigebracht werden sollen.

Das dargestellte Endothel ist das Endocard, und zwar findet sich auf dieser Serie nur dieser einzige Schnitt, auf dem sich die Gefäßzellen zur Begrenzung eines Hohlraumes aneinander gelegt haben. Das Bild, Fig. 9, giebt also genau den Ort und die Art des zuerst gebildeten Endothels an. Das Endothelsäckchen läßt deutlich zwei Lumina erkennen, bei veränderter Einstellung ist aber eine schmale Verbindung zwischen ihnen zu sehen. Daß sich hier zwei Gefäßanlagen miteinander vereinigt haben, ist wohl unwahrscheinlich, und es ist eher anzunehmen, daß die Wandungen des in Bildung begriffenen Gefäßes sich noch nicht vollständig voneinander abgehoben haben, wobei an dieser Stelle die Bildung des Lumens als ein Auseinanderweichen ursprünglich aneinander gelagerter Zellen zu denken wäre. Auf etwas älteren Stadien stellt sich das Herz stets als ein unpaarer Schlauch dar.

Nach GOETTE (1875) vollzieht sich die Endocardbildung etwas anders. Die Anordnung der Gefäßzellen in einer gegen den Darm zu offenen Mulde bildet das Ausgangsstadium; und nun erheben sich zwei seitliche Falten des visceralen Mesoblasts, die sich medianwärts einander nähern, so die von den Gefäßzellen gebildete Mulde umfassen und zu einem Schlauch gewissermaßen abschnüren. Seine Fig. 226 stellt diesen Vorgang dar. Die Anlage des Pericards erfolgt also vor der des Endocards.

Bei Bufo ist dies, wie Fig. 9 zeigt, jedenfalls nicht der Fall. Die Bildung der Pericardialhöhle ist noch in ihren ersten Anfängen begriffen; es beginnt eben erst die Lösung des visceralen Pericardblattes vom parietalen, wie die Zellbrücke rechts vom Mesocardium anterius zeigt. Rechterseits zeigt das Pericard eine geringe Spur einer Auffaltung, aber es ist klar, daß die morphologische Differenzierung des Pericards auf diesem Stadium sicherlich kein in irgendwelchem Sinne die Endothelbildung bedingendes Moment enthält. Jedenfalls nicht in dem Sinne, wie das auch nach OELLACHERS (1871) Abbildungen scheinen könnte.

daß das viscerele Pericardblatt zeitweise zusammen mit der Darmwand schon eine Art Gefäßsystem darstellte, innerhalb dessen es nun erst nachträglich zur Bildung eines Endothels käme. Das Endothel ist vielmehr durchaus das primär Entstehende.

Im vorhergehenden wurde versucht, die mesenchymatöse Entstehung der Endocardzellen bei *Bufo* nachzuweisen, und zwar glaubte ich, dieses Mesenchym aus dem Mesoblast ableiten zu müssen. Von einer Anteilnahme der Darmwandzellen an der Endocardbildung ist nicht die Rede.

Meine Befunde bestätigen also im wesentlichen die von BRACHET (1903 b) bei *Rana temporaria*. Auch bei *Bufo* war die Rückführung der Endocard- und Dottervenenzellen auf einen medio-ventralen Bezirk des Mesoblasts möglich.

Im Gegensatz zu BRACHETS Angaben möchte ich aber hervorheben, daß bei *Bufo* dem Austreten der freien Zellen keine Isolierung des medio-ventralen Mesoblastbezirks vom übrigen Mesoblast vorausgeht, daß überhaupt keinerlei auch nur andeutungsweise vorhandene Abgrenzung des Gefäßzellbezirkes gegen umgebende Anlagen stattfindet, sondern daß der Gefäßzellbezirk nur der am frühesten differenzierte Teil eines großen medio-ventralen Mesenchymbildungsgebietes des Mesoblasts ist.

Es liegt mir bei der Betonung dieses Differenzpunktes fern, etwa in Frage ziehen zu wollen, daß eine gewisse Abgrenzung des Gefäßzellbezirks, wie sie BRACHET beschreibt, bei *Rana temporaria* existiere, wenngleich BRACHETS Abbildungen eine solche Abgrenzung nirgends sehr klar hervortreten lassen. Ich möchte nur hervorheben, daß sich *Bufo* anders und in diesem Punkt wahrscheinlich primitiver verhält als *Rana temporaria*. Hierauf wird am Schluß der Arbeit noch zurückzukommen sein.

Der besagte Differenzpunkt ist der eine Grund, warum auf die Entwicklung des Endocards von *Bufo* trotz der in vielem wesentlich übereinstimmenden Angaben BRACHETS (1903 b) für *Rana temporaria* näher eingegangen wurde.

Außerdem geschah dies darum, weil für eine eingehendere, auf feinere histologische Verhältnisse Rücksicht nehmende Begründung der Annahme einer mesoblastischen Entstehung des Endothels *Bufo* ein sehr geeignetes Material zu sein schien, und weil es mir für den Vergleich mit Urodelen wichtig schien, die von BRACHET nicht berücksichtigten, vielleicht bei *Rana* auch nicht

so deutlich hervortretenden Verhältnisse der Gefäßzellen zum Entoblastkiel klarzulegen.

Was GOETTES Ableitung der Endocardzellen anlangt, so ist es wohl unwahrscheinlich, daß er, wie BRACHET meint, die Zellen, die auf späteren Stadien der Darmwand anliegen, von der Darmwand abgeleitet habe, in ähnlichem Sinne, wie SCHWINK das für die Venenzellen tat. Nach der eingehenden Beschreibung, die BRACHET (1903b) von der Mesoblastbildung in der Kopfreion gibt, möchte ich eher annehmen, daß GOETTE jene „verspätet“ vom Entoblast abgespaltene medio-ventrale Mesoblastpartie für die Herzanlage gehalten hat. Er spricht ja von einer „lockeren unzusammenhängenden Schicht“, nicht, wie SCHWINK, von einzelnen Zellen. GOETTES Beobachtung wäre also vielleicht ganz richtig, und die irrtümliche Deutung derselben wäre vielleicht auf das Fehlen jener Zwischenstadien zurückzuführen, in denen der Mesoblast von der Darmwand völlig gesondert ist und Gefäßzellen noch nicht frei geworden sind.

Auf die Befunde SCHWINKS wird bei Besprechung der Urodelen noch einmal zurückzukommen sein.

Es sei hier noch erwähnt, daß schon VON BAMBEKE (1870) bei *Pelobates fuscus* die Endocardzellen von den freien ventralen Enden des Mesoblasts abgeleitet hat. Die beigegebenen Abbildungen, Fig. 7 und 12, vermochten die Angaben im Text aber nicht zu stützen.

2. Urodelen (*Siredon*).

Die Bildung des Endocards der Urodelen ist prinzipiell der der Anuren gleich.

Textfig. 4 giebt die Rekonstruktion des Sagittalschnitts eines Embryos von 10–11 Somiten.

Ein Vergleich mit dem Sagittalschnitt des *Bufo*embryos, Textfigur 5, zeigt als wesentliche Uebereinstimmung die Lage freier mesenchymatöser Gefäßzellen unmittelbar hinter dem Entoblastkiel. Nach hinten wird der Raum, in dem die Gefäßzellen liegen, bei *Siredon* wie bei *Bufo* von der Vorderwand der Leber begrenzt. Aber während zwischen Entoblastkiel und Leberanlage bei *Bufo* eine ziemlich ausgedehnte Lücke besteht, findet sich hier bei *Siredon* nur ein schmaler Spalt. Und während bei *Bufo* die Endocardzellen kaudalwärts mit dem übrigen Mesoblast in kontinuierlicher Verbindung stehen, ist dies bei *Siredon* nicht der

Fall. Denn hier drängt unmittelbar hinter den Endocardzellen die Leberanlage ventralwärts gegen das Körperepithel vor, und der Mesoblast erreicht erst beträchtlich weiter kaudalwärts zum zweiten Male die Mittellinie.

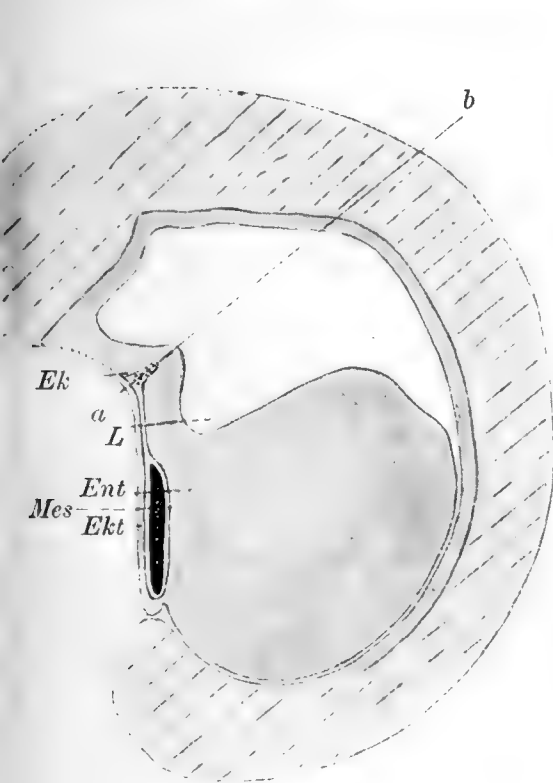


Fig. 4.

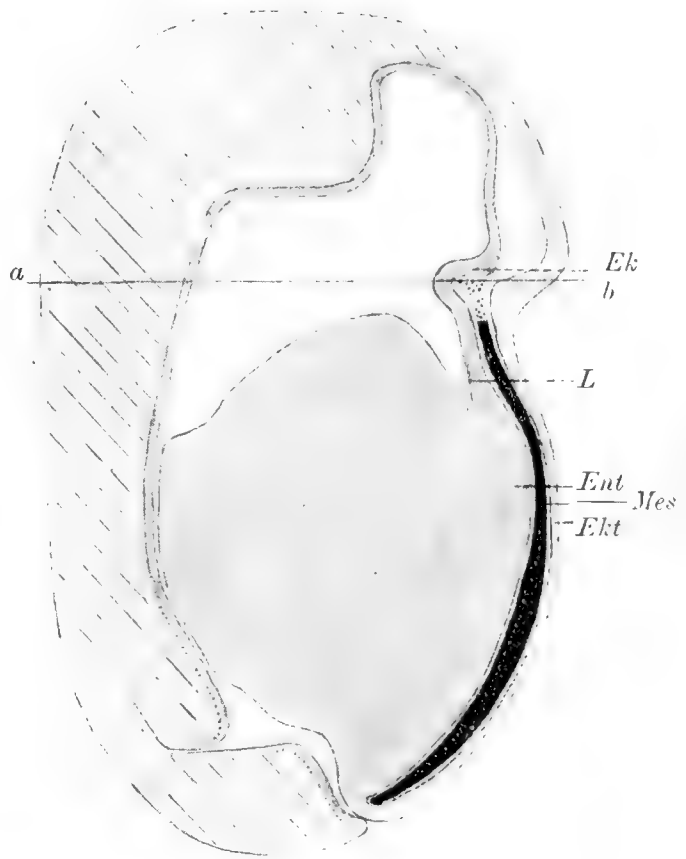


Fig. 5.

Fig. 4. Siredon, 10–11 Somite. Rekonstruktion des medianen Sagittalschnittes. *Ent* Darmwand, *Mes* Mesoblast, *Ekt* äußeres Körperepithel, *L* Leberdivertikel, *Ek* Entoblastkiel (Thyreoidea). *a-b* = Schnitt Fig. 10. Vergr. 25 : 1.

Fig. 5. Bufo, 3–4 Somite. Rekonstruktion des medianen Sagittalschnittes. Bezeichnungen wie in Textfig. 3. *a-b* = Schnitt der Fig. 6. Vergr. 42 : 1.

Vergleicht man die Querschnittsbilder eines Siredonembryos (11–12 Somite) Textfig. 6 a–e, mit den früher beschriebenen des Bufoembryos, Textfig. 7 a–c, so läßt sich auch hier die prinzipielle Uebereinstimmung beider Formen nicht verkennen.

Textfig. 6 a stellt den ventralen Entoblastkiel dar, der, hier völlig solid, die freien Enden des Mesoblasts voneinander trennt (vergl. Bufo, Textfig. 7 a, b). Seitlich der Darmwand angelagert finden sich schon freie Mesenchymzellen. Zwei Schnitte weiter kaudalwärts (6 b) hat der Mesoblast die ventrale Mittellinie erreicht. Der Entoblastkiel, hier mehr in Form eines stumpfen

Zapfens, ist noch deutlich kenntlich, im Vergleich zu a aber reduziert (vergl. Bufo, Textfig. 7 c). Textfig. 6 c stellt den ersten Schnitt hinter dem Distalrand des Entoblastvorsprungs dar, zeigt den Mesoblast, wie er den ganzen medio-ventralen Bezirk einnimmt, teils in unregelmäßiger Lage locker zusammenhängender Elemente, teils als freie Mesenchymzellen.

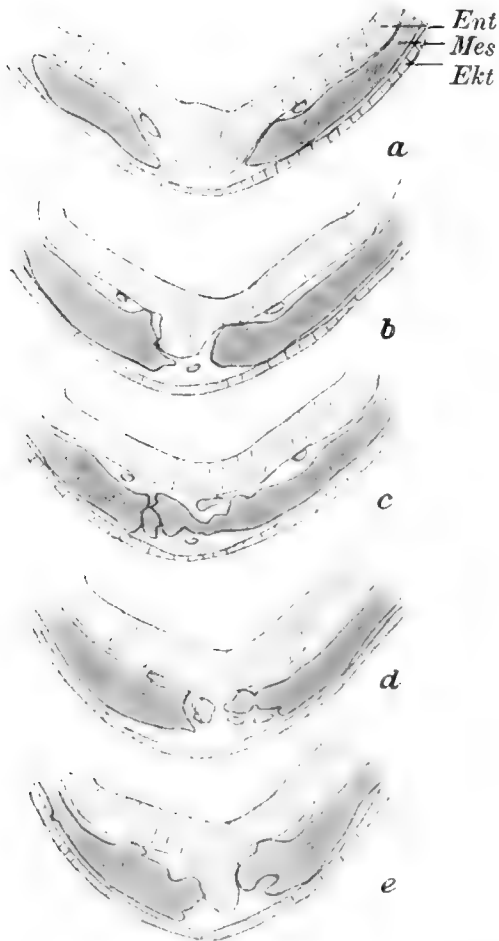


Fig. 6.

Fig. 6. Siredon, 12—13 Somite. *Ent* Darmwand, *Mes* Mesoblast, *Ekt* äußeres Körperepithel. Vergr. 45 : 1.

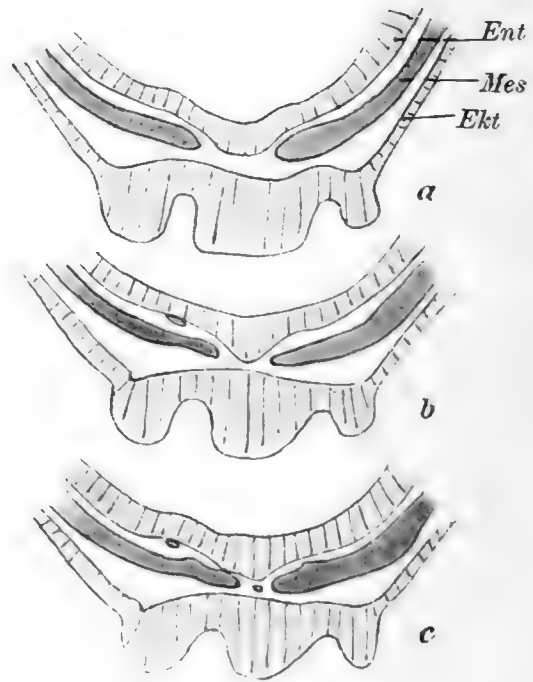


Fig. 7.

Fig. 7. Bufo, 2—3 Somite. *Ent* Darmwand, *Mes* Mesoblast, *Ekt* äußeres Körperepithel. Vergr. 45 : 1.

Schon zwei Schnitte weiter kaudalwärts tritt aber inmitten dieses Mesoblastbezirks eine deutlich von ihm gesonderte Zellmasse auf, Textfig. 6 d, die sich auf dem folgenden Schnitt, 6 e, als im Zusammenhang mit der Darmwand erweist und das Kranialende der Leberanlage darstellt, das bei Siredon in Gestalt eines ventral gerichteten stumpf zulaufenden Zapfens gegen das Körperepithel vordrängt und so die freien ventralen Enden des Mesoblasts voneinander trennt.

Wenn BRACHET angibt, bei Urodelen ziehe auf jüngeren Stadien ein solider Entoblastkiel von der Anlage des Mundes bis zur Leber, und aus diesem Kiel entstehe das Herz, so ist das wohl kaum anders zu erklären, als daß jener, an Ausdehnung allerdings sehr unbedeutende Bezirk, in dem die ventrale Entoblastleiste von dem medial zusammenschließenden Mesoblast unterbrochen wird, übersehen wurde.

BRACHETS Irrtum ist besonders darum leicht verständlich, weil die Gefäßzellen, wie aus dem Sagittalschnitt, Textfig. 4 ersichtlich, in einer Falte der Darmwand wie eingekeilt liegen, und, wie schon hervorgehoben, kaudalwärts in der ventralen Mittellinie keinen Zusammenhang mit dem übrigen Mesoblast zeigen. Auch war BRACHET nur das Stadium der soliden Anlage des Herzendothels bekannt, nicht das der sehr rasch vorübergehenden mesenchymatösen, das diesem vorangeht, und das natürlich die Abgrenzung der Gefäßzellen gegen umgebende Anlagen weit deutlicher und leichter erkennen läßt.

Die Mesenchymbildung ist bei Siredon auf frühen Stadien eine wenig auffällige Erscheinung, die von der bei Anuren, speziell Bufo, in sehr charakteristischer Weise abweicht. So beginnt die Mesenchymbildung — im Vergleich zur Differenzierung der Somite — beträchtlich später, und die austretenden Zellen sind weit weniger zahlreich, dagegen relativ größer und von plumper, wenig differenzierter Gestalt. Das ganze Bild ist, wenn man so sagen darf, „embryonaler“. Auch die feineren Differenzierungen der Darmwandzellen, der Visceralbogen etc. werden erst später klar als bei Bufo. Hiermit hängt wohl auch zusammen, daß zur Zeit der Herzbildung alle Anlagen des Keims noch dicht, wie aneinander gepackt liegen, und daß nirgendwo größere Lücken und Spalträume auftreten.

Dieser Umstand ist für die Untersuchung der Mesenchymbildung in gewisser Hinsicht eine Erschwerung; die mesenchymatösen Elemente sind schwerer aufzufinden. Ihre Rückführung auf ein bestimmtes Ursprungsgebiet ist dagegen leichter und sicherer als bei Bufo.

Dieses Ursprungsgebiet ist, wie in der eingangs gegebenen Uebersicht dargestellt wurde, das Vorderende des medio-ventralen Mesoblastbezirks. Es erübrigt nun noch, die Berechtigung dieser Darstellung an der Hand einer eingehenderen Beschreibung zu erweisen.

Bei einem Embryo von 6 Somiten schließt der Mesoblast nur

im hintern Drittel der Körperlänge ventro-median zusammen. Im vorderen Körperabschnitt endet er ventral zugespitzt mit einer einzigen Zellreihe etwas seitlich von der Mittellinie. An diesem ventralen Rande zeigt sich die Tendenz einer Ablösung und ventro-median gerichteten Wanderung der Zellen. Ob wirklich schon einige Zellen frei geworden sind, ist nicht sicher zu entscheiden, während bei einem Embryo von 8 Somiten die Mesenchymbildung an den ventralen Mesoblasträndern bereits deutlich begonnen hat, und zwar an einer Stelle, die zwei Schnitte ($\approx 10 \mu$) hinter dem Distalende des Entoblastkiels liegt. Der Mesoblast ist in dieser Region der Mittellinie sehr genähert, hat sie aber noch nicht völlig erreicht. Bei einem Embryo von 9 Somiten ist ventral der Zusammenschluß des Mesoblasts erfolgt und zwar in Form einer dünnen einreihigen Zellkette, die nur über zwei Schnitte ($\approx 10 \mu$) ausgedehnt ist.

Nachdem der mediane Zusammenschluß erfolgt ist, vollzieht sich die Mesenchymbildung im wesentlichen als dorsal und lateral gerichtetes Austreten der am weitesten medial gelegenen Zellen. Der Mesoblast scheint an der Stelle, an der er mit dem andersseitigen in Berührung kommt, gewissermaßen umzubiegen (Fig. 12). In analoger Weise entstehen die Dotterdarmvenen, deren Austreten sich auch unter dem Bilde einer dorsal gerichteten Umbiegung darstellt (Fig. 14 u. 15).

Das Endocard betreffend, sei unter Hinweis auf Fig. 10 vor allem die mesenchymatöse Beschaffenheit seiner Bildungszellen betont. Der dargestellte Schnitt ist der der Richtung a—b der Textfig. 4. Die Uebereinstimmung mit *Bufo* (vergl. Fig. 3 u. 6) ist so auffallend, daß sie kaum noch hervorgehoben zu werden braucht. Auch hier wieder die deutliche Auflockerung im ventralen Mesoblastbezirk und die glatte, ausgesprochen epitheliale Darmwandung. Auch hier wieder fällt in diese Region der Höhepunkt der Mesenchymbildung; auf der Fig. 11, die einen nur 15μ weiter kranial liegenden Schnitt darstellt, ist von ihr nur sehr wenig zu sehen.

Der auf dieser Figur dargestellte Entoblastkiel erweist sich übereinstimmend mit der gleichen Bildung bei *Bufo*. Es wurde bei Besprechung dieses Gebildes bei *Bufo* hervorgehoben, daß es sich um eine rinnenförmige Ausbuchtung der ventralen Darmwand handle, deren hinteres Ende einen kaudal und ventral gerichteten Blindsack darstellt. Bei *Siredon* ist keine offene Rinne vorhanden; die Bildung ist auf diesem Stadium — und vielleicht von Anfang

an — solid. Prinzipiell ist sie aber doch als eine Falte der Darmwand aufzufassen. Das beweist Lage und Anordnung der Kerne, die im wesentlichen auf das Zentrum des Kiels beschränkt, dorsalwärts an die Kerne der Darmwand Anschluß finden, am ventralen Umfang aber von einem kernfreien Mantel dotterbeladenen Plasmas umgeben sind.

Ist die Annahme, daß es sich um einen kaudal gerichteten Blindsack handelt, richtig, so müssen die Schnitte, die den Kaudalrand der Anlage treffen, sie als eine kernfreie, eventuell von der Darmwand gesondert im Mesoblast liegende Masse erscheinen lassen. Dies ist tatsächlich das Bild, das sich bietet. Fig. 11 zeigt den Entoblastkiel fast kernlos. Der am weitesten ventral gelegene Kern ist nur schwach kenntlich, weil ganz tangential getroffen. Das gesamte Gefüge ist locker und erscheint auf dem Präparat daher relativ heller und stellenweise, links in der Figur besonders deutlich, tritt eine Pigmentlinie als Grenze gegen die Darmwand auf. Auf dem kaudalwärts folgenden Schnitt zeigt der nun isoliert liegende Entoblastkiel keinen einzigen Kern mehr.

Dieser eine kernfreie Schnitt ließ sich auf einer ganzen Anzahl von Serien deutlich nachweisen. Ein Blick auf Textfig. 4 genügt aber, um zu zeigen, daß eine andere Schnittrichtung sehr abweichende Bilder liefern muß. Ist nämlich der Hinterrand des Entoblastkiels nicht tangential, sondern schräg getroffen, so wird er erstens nicht kernlos erscheinen und wird zweitens, da auf Schrägschnitten die Abgrenzung freier Zellen kaum jemals klar zu erkennen ist, auch gegen die Gefäßzellen nicht gesondert erscheinen.

Daß aber in BRACHETS Fig. 12 z. B. die Schnittrichtung eine andere war, als in meiner Fig. 10, ist sehr wahrscheinlich. Endocardzellen und Dorsalwand des Leberdivertikels liegen in BRACHETS Figur in einer Schnittebene. Der Schnitt war also wohl nicht quer zur Kopfregion, sondern quer zur Rumpfregeion geführt. Bei geeigneter Schnitfführung gibt aber der erwähnte kernfreie Schnitt überall mit Sicherheit die hintere Grenze des Entoblastkiels an. Und wenn die hart hinter ihm zusammenschließenden Endocardzellen ihm auch noch so dicht angelagert sind, jener kernfreie Schnitt beweist, daß an dieser Stelle eine Grenze zwischen beiden Anlagen, kein direkter Zusammenhang zwischen ihnen besteht.

Auf diese eigentümliche Lagebeziehung des Endocards zum Entoblastkiel, so wie sie in späteren Stadien sich darstellt, komme

ich später wieder zurück und will nun erst die Besprechung der Endocardbildung aus den Gefäßzellen zu Ende führen.

Der Schnitt der Fig. 12 (Embryo 12—13 Somite) liegt dicht vor dem Kranialrand der Leberanlage, also dicht vor der Stelle, an der die ventralen Mesoblastenden wieder seitlich auseinanderweichen. Der Mittellinie zunächst erfolgt, wie auch die hier liegenden Mitosen zeigen, offenbar die ausgiebigste Bildung von Mesenchymzellen. Die beiderseits frei zwischen Darmwand und Mesoblast gelegenen Zellen bilden, wie erwähnt, lateral gerichtete Zellenzüge und deuten so jene schon bei Bufo (Fig. 7) als wahrscheinlich angenommene lateral gerichtete Wanderung der Zellen des Kaudalteils der Endocardanlage an.

Wenig weiter kaudal liegt der Schnitt der Fig. 13. Er zeigt die Leberanlage ventralwärts dem äußeren Körperepithel dicht angelagert. Die Gefäßzellen sind noch weiter lateral und dorsal gelagert, als auf der vorigen Figur. Auf der rechten Seite der Abbildung ist in der Darmwand deutlich die Delle kenntlich, die offenbar durch die anliegenden beiden Gefäßzellen verursacht war. Wären sie hier nicht aus ihrer Lage entfernt, so würde bei unzureichender Fixierung, die eine scharfe Abgrenzung aneinander gelagerter Elemente nicht ermöglicht, auch hier das Bild aus der Darmwand auswandernder Zellen, kernhaltiger Vorsprünge der Darmwand entstehen können, wie SCHWINK sie abbildet.

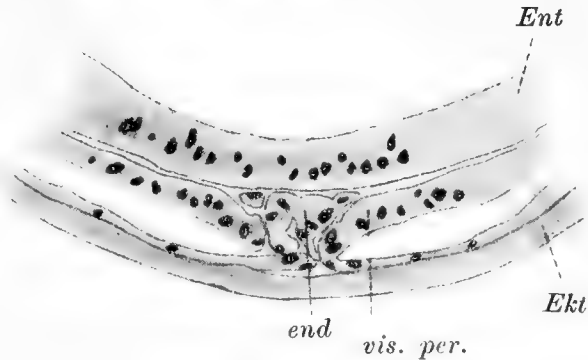
Das Stadium, in dem die Endocardzellen mesenchymatös sind, geht rasch vorüber; das ist wohl auch der Grund, weshalb es sowohl RABL als BRACHET entgangen ist. Beide beschreiben nämlich die Herzanlage der Urodelen als anfangs solid.

Es kommt aber der Zustand, in dem das Herz einen in größter Ausdehnung soliden Zellenstrang darstellt, erst sekundär zu stande, und zwar durch die Bildung der Pericardialhöhle, die sich in den ersten Andeutungen bereits bei einem Embryo von 13 Somiten zeigt. Sie beginnt als ein starkes Flächenwachstum der visceralen Mesoblastlamelle, das zu einer dorsal gerichteten Auffaltung dieser Lamelle führt. Diese Aufbiegung beginnt jederseits hart am Hinterrande der Thyreoidanlage. In dem Maße nun, in dem diese beiden Falten sich dorsalwärts ausdehnen, umfassen sie die mesenchymatösen Endocardzellen von der Seite her und schieben sie medianwärts zusammen (Textfig. 8).

Das Resultat ist eine für dieses Stadium sehr typische Aneinanderlagerung der vormals freien Zellen zu einem Zellhaufen von dreieckigem Querschnitt. Auf Textfig. 8 ist noch eine einiger-

maßen lockere Anordnung der Elemente dieses Zellhaufens zu erkennen. Die Pericardialhöhle ist zu dieser Zeit noch ein unbedeutender Spalt. Mit weiterem Fortschreiten der Auffaltung der Splanchnopleura werden die Endocardzellen noch mehr zusammengeschoben und stellen schließlich jenen bei RABL und BRACHET abgebildeten rundlichen Zellstrang dar, der nur stellenweise im Innern ein kleines Lumen enthält. In größerer Ausdehnung tritt die Lichtung des Herzschlauchs erst sekundär auf.

Fig. 8. Siredon, 13 Somite. *Ent* Darmwand, *Ekt* äußeres Körperepithel, *end* Endocardzellen, *vis. per.* viscerales Blatt des Pericard. Vergr. 75 : 1.



Die Auffaltung der visceralen Mesoblastlamelle beginnt, wie schon gesagt, am Hinterrande des Entoblastkiels der Thyreoidanlage; sie setzt sich aber von hier nicht nur nach hinten, auf die eigentliche Herzgegend, sondern noch ein kleines Stück weit nach vorn fort. Und wie die beiden Falten in ihrem hinteren Teil die Endocardzellen umfassen, so umfassen sie in ihrem vorderen den direkt an die Endocardzellen angrenzenden Entoblastkiel der Thyreoidanlage, und diese Lagebeziehung hat wohl sicherlich mit dazu beigetragen, die Annahme eines genetischen Zusammenhanges zwischen Entoblastkiel und Endocard nahe zu legen.

Textfig. 9 gibt ein Uebersichtsbild über diese Verhältnisse. Der den Entoblastkiel von der Ventralseite her umfassende Mesoblast gehört dem Hyoidbogen an. Er besteht aus einer inneren epithelialen Schicht, die jederseits von der Mittellinie einen Hohlraum *Hyh.* begrenzt und aus einer äußeren Schicht mehr locker gelagerter, stellenweise deutlich mesenchymatöser Zellen. Sie umgreifen den epithelialen Teil bogenförmig von der Seite her; von den dorsalen freien Enden dieser Bogen lösen sich später die Zellen, die mit den Endocardzellen in Verbindung treten und den Anfangsteil des ersten Arterienbogens liefern.

Die Beziehungen des Entoblastkiels zum Endocard gehen aus den Figg. 38 und 39 hervor. Fig. 38 zeigt die hinterste Grenze des Kiels, eine völlig kernfreie Zellmasse. Die Pericardhöhle ist noch paarig. Von der Stelle des Mesocardium anterius erhebt

sich eine Zelle. Sie steht offenbar im Zusammenhang mit den auf dem folgenden Schnitt, Fig. 39, kenntlichen Endocardzellen. Diese Zellen stehen an der Stelle des Mesocardium anterius mit dem Mesoblast noch in Verbindung.

Dieser Zusammenhang mit der ursprünglichen Bildungsstelle der Gefäßzellen, von der aus offenbar jetzt noch ein weiterer Zuwachs erfolgt, ist auch noch weiter kaudalwärts erhalten (Fig. 40). Die Endocardzellen und diejenige Zelle des visceralen Pericardblattes, mit der noch ein kontinuierlicher Zusammenhang besteht, sind genauer ausgezeichnet. Der feine, zwischen den Endocardzellen sichtbare Spalt ist das Herzlumen.

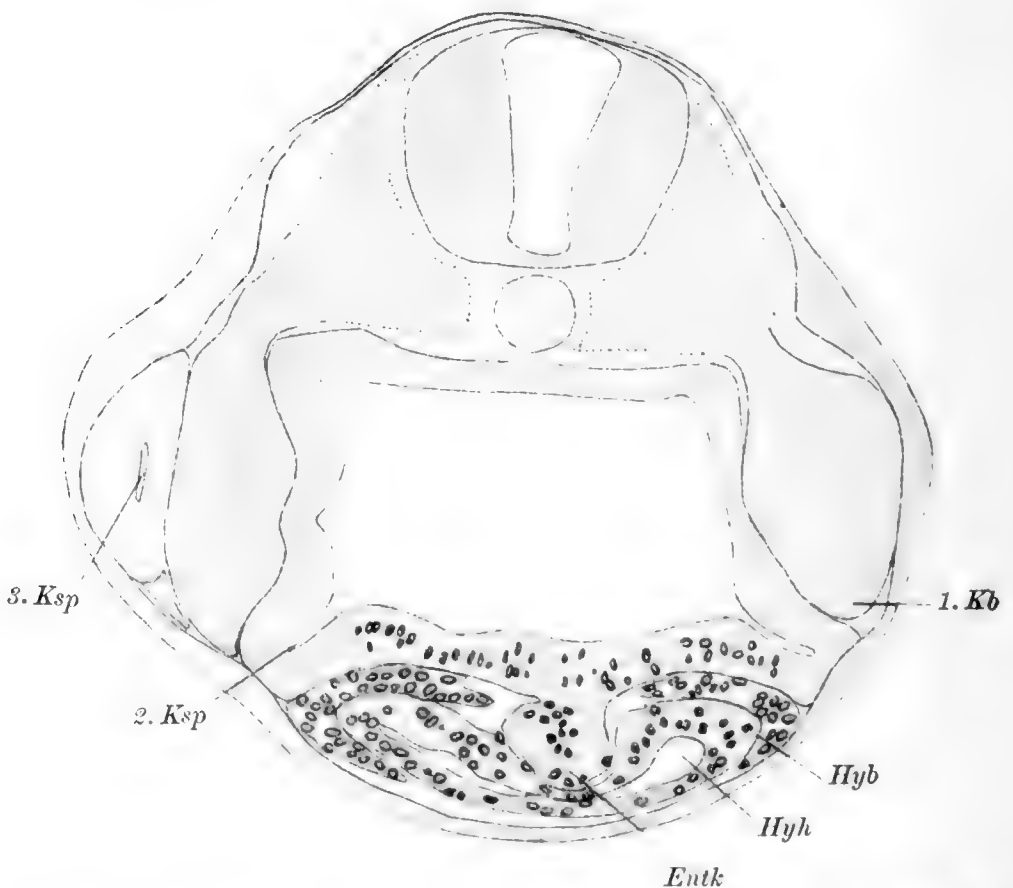


Fig. 9. Siredon, 20 Somite. *Entk* Entoblastkiel, *Hyb* Hyoidbogen, *Hyh* Hyoidhöhle, *1. Kb* 1. Kiemenbogen, *2. u. 3. Ksp* 2. und 3. Kiemenspalte. Vergr. 75 : 1.

Ein Vergleich dieser Abbildung mit der von der frühesten Endocardanlage bei *Bufo* gegebenen (Fig. 9) zeigt die charakteristische Verschiedenheit in der Entwicklungsweise beider Formen. Bei *Bufo* große Lückenräume, stark spezialisierte Zellen, bei *Siredon* viel indifferentere Elemente, auf kleineren Raum zusammengedrängt, und obgleich hier schon auf längere Ausdehnung

eine teils schlauchförmige, teils solide Herzanlage vorliegt, besteht doch noch der Zusammenhang mit dem Mutterboden, der bei *Bufo* nur für die isoliert austretenden Zellen kenntlich ist.

Bei *Bufo* wie bei *Siredon* schließt der Mesoblast unter den ausgetretenen Gefäßzellen median zusammen und bildet in der schon oft genauer beschriebenen Weise das Pericard. Es wird, wie schon RABL zeigte, aus den ventralen Enden der Kiemenbogen gebildet, und auch der Hyoidbogen hat an seiner Bildung teil, was ich mit Bezug auf die gegenteilige Angabe RUDNEWS hervorheben möchte.

Die erwähnte Eigentümlichkeit in der Bildung der Endocardzellen von *Siredon*, ihr auf relativ späten Stadien noch bestehender Zusammenhang mit dem Mutterboden, hängt zusammen mit der relativen Größe der austretenden Elemente und dem engen Raum, auf den sie zusammengedrängt werden. Es ist nun von Interesse, daß diese Eigentümlichkeit nicht auf die Endocardzellen beschränkt ist. Wir sehen sie in der gleichen charakteristischen Weise bei den Venenzellen und noch anderen, später zu besprechenden Gefäßzellen auftreten. Gerade dieser Umstand ermöglicht eine ganz einwandfreie Rückführung der Zellen auf ihr Ursprungsgebiet.

Als solches erweist sich für die Venenzellen das freie ventrale Ende des Mesoblasts. In Textfig. 10 sind auf der rechten Seite die Venenzellen in ihrer Beziehung zum Mesoblast dargestellt. Es bleiben die Venenzellen nicht nur mit ihrem Mutterboden, sondern auch untereinander sehr lange im Zusammenhang; so entsteht das Bild von teilweise unterbrochenen Zellketten, die sich in dem Zwischenraum zwischen Darmwand und Mesoblast dorsalwärts erstrecken. Diese Bilder scheinen mir gleichzeitig zu beweisen, daß — für dieses Stadium wenigstens — die Bildungszellen der Dotterdarmvenen ausschließlich von den ventralen Enden des Mesoblasts abstammen, daß es sich also um ein lokalisiertes Ursprungsgebiet handelt.

Dies Gebiet liegt, wie aus Fig. 14 und 15 hervorgeht, zwar nicht eigentlich am freien Ende der Seitenplatte, sondern etwas

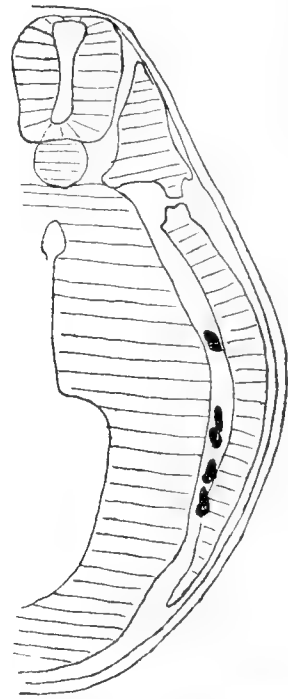


Fig. 10. *Siredon*, 14—15 Somite. Vergr. 45 : 1.

von ihm entfernt, immerhin aber noch an einer Stelle, die im Mesoblast keinen Cölomspalt erkennen läßt. Das gleiche gilt für die Endocardzellen, die sich ebenfalls von dem Teil des Mesoblasts lösen, der einen Cölomspalt noch nicht enthält. Die Gefäßzellen des Endocards sowohl wie der Venen lösen sich also nicht eigentlich vom Visceralblatt des Mesoblasts, sondern von demjenigen Teil, der dem späteren ventralen Mesenterium resp. seiner Umbiegung in die Splanchnopleura entspricht.

Das Austreten der Venenzellen erfolgt nun von der Herzanlage kaudalwärts überall in der gleichen Weise, d. h. die ventrale Mesoblastzone liefert in ihrer ganzen Länge das Bildungsmaterial der Venen. Aber das Austreten der Venenzellen erfolgt nicht auf der ganzen Linie gleichzeitig.

Die ersten Venenzellen können schon vor den Endocardzellen frei werden; sie können in direktem Anschluß an die Endocardzellen entstehen. In anderen Fällen findet sich zwischen ihnen und den Endocardzellen eine Region, in der noch keine Gefäßzellen zu sehen sind. Im allgemeinen erfolgt die Bildung der Venenzellen zuerst in der Gegend des Herzens und schreitet dann kaudalwärts fort. Das gilt aber nur ganz im groben; denn die Anlage ist durchaus diskontinuierlich. Bei einem Embryo von 12 - 13 Somiten lagen auf der einen Seite 4, auf der anderen 5 durch zellfreie Zwischenräume sehr deutlich voneinander abgegrenzte Bezirke von Venenzellen. Die am weitesten kranial gelegenen Bezirke standen jederseits mit den Endocardzellen in Zusammenhang. Dieser spezielle Befund erweist nur die Diskontinuität in der Anlage der Vene. Im übrigen muß er als ein rein zufälliger betrachtet werden. Irgend eine Gesetzmäßigkeit bezüglich der Wiederholung der einzelnen Anlagen ist nicht festzustellen.

Es haben die einzelnen Gruppen von Venenzellen weder Beziehungen zu den Körpersegmenten, noch besteht irgend eine Konstanz in Bezug auf ihre Ausdehnung oder die Größe der sie trennenden Intervalle. Dieser Befund, der aus dem Vergleich einer Reihe zahlenmäßig genau festgelegter Einzeluntersuchungen gewonnen ist, erweist, daß eine segmentale Anlage der Venenzellen auch nicht einmal in Andeutungen vorhanden ist. Vielleicht wird eine solche segmentale Anlage bei anderen Vertebraten doch noch aufgefunden. Das Bild, das die Venenanlage bei Siredon bietet, legt diese Vermutung wenigstens nahe. Irgend ein sicherer Anhaltspunkt über eine ursprüngliche Metamerie der Gefäßanlage,

die als eine Reminiszenz ursprünglich segmentaler Darmgefäße anzusehen wäre, ergibt sich aus ihm aber nicht.

Die Venenzellen entstehen auf der ganzen Linie des ventralen Mesoblasts und wandern auf der ganzen Linie dorsalwärts. Denn die Dotterdarmvene selbst liegt nur an der Verbindungsstelle mit dem Herzen ventral. Weiter kaudalwärts nimmt sie eine immer mehr dorsale Lage ein und liegt schließlich dorso-lateral auf der Darmwand, zwischen dieser und der Region der späteren Urniere.

Auch dieser dorsale Teil der Vene erhält, wenigstens in seinem proximalen Bezirk, seine Bildungszellen aus der ventralen Mesoblastregion: daher die im weitaus größten Teil der Venenanlage dorsal gerichtete Wanderung der Gefäßzellen.

Diese Wanderung ist auch von BRACHET (1903 b) bei *Rana temporaria* beobachtet worden. BRACHET vermutet, daß jene Zellen schließlich in die Gegend der Chorda zu liegen kommen und hier Aorta und Cardinalvenen etc. liefern. Daß diese Gefäße ihr Bildungsmaterial aus anderer Quelle empfangen, wird später dargelegt werden.

Der eigentliche Stamm der Dotterdarmvene verläuft also bei Siredon vom Herzen aus dorsal- und kaudalwärts und erhält später Zuflüsse in Gestalt kleiner, ventro-dorsal gerichteter Gefäße, die in wechselnder Zahl die Darmwand umfassen. Auch mit Bezug auf diese Gefäße konnte eine Regelmäßigkeit in Lage und Zahl, oder eine bestimmte Beziehung zur Metamerie nicht konstatiert werden.

Diese Venen bilden den Anfang eines später mächtig entwickelten Lakunennetzes, das die ganze Darmwand umgibt und auf das bei Besprechung der Blutbildung noch einmal zurückzukommen sein wird.

Wenn vorhin gesagt wurde, daß der Stamm der Dotterdarmvenen aus Zellen des ventralen Mesoblastbezirks hervorgehe, so muß zur Ergänzung noch bemerkt werden, daß vereinzelte Bilder auf späteren Stadien wahrscheinlich machen, daß der Mesoblast an der Stelle, an der ihm die Vene angelagert ist — es ist das, wie bereits erwähnt, die Region der späteren Urniere — auch einzelne Zellen abgibt, die in die Bildung der Vene mit eingehen. Die Teilnahme dieses Bezirks des Mesoblasts an der Bildung des Gefäßes ist aber jedenfalls auf seinen hintersten Abschnitt beschränkt. Einen weiteren, ebenfalls unbedeutenden Zuschuß könnten die Venen von den sklerotomalen Gefäßzellen erhalten, die später besprochen werden sollen.

Die ventro-dorsal gerichteten Zuflüsse der Hauptvene entstehen teils aus den erwähnten vom ventralen Mesoblast auswandernden Venenzellen, teils in später zu beschreibender Weise aus Elementen der Blutinseln. Das Lumen der Venen tritt diskontinuierlich und in seiner größten Ausdehnung jedenfalls durch Auseinanderweichen der vorher dicht aneinander gelagerten Zellen auf.

Zusammenfassend ist über die Herz- und Dottervenenanlage von Siredon zu sagen, daß diese Anlage wie bei *Bufo mesenchymatös* und in ihrem Ursprung auf einen ventral im Mesoblast gelegenen Bezirk lokalisiert ist.

Daß SCHWINKS abweichende Ansicht so zu erklären ist, daß er die der Darmwand angelagerten Venenzellen nicht deutlich gegen sie abgegrenzt sah, wurde schon erwähnt. Es sei noch besonders darauf hingewiesen, daß SCHWINK, wenn auch durchaus nicht ausschließlich, so doch vorzugsweise Horizontalschnitte zur Untersuchung benutzt hat und nach eigener Aussage die von ihm beschriebenen Bilder an ihnen gerade am klarsten gesehen hat. Es ist aber klar, daß auf Horizontalschnitten nur eine gewisse Anzahl von Schnitten die Darmwand genau quer trifft. Die Mehrzahl der Schnitte sind vielmehr mit Bezug auf die Darmwand Schrägschnitte. Auf solchen ist aber die Abgrenzung angelagerter Elemente kaum möglich, wenn nicht unmöglich. Besonders in den dorsal und ventral liegenden Schnitten wird die Darmwand auf Horizontalschnitten schräg getroffen, und daraus erklärt es sich vielleicht auch, warum SCHWINK die Gefäßzellen entweder vom dorsalen oder vom ventralen Teil der seitlichen Darmwand, nie von der zwischen beiden Teilen liegenden Region ableitet, obgleich die Gefäßzellen doch über den ganzen Umfang des Darmes ausgedehnt sind.

In Bezug auf BRACHETS Arbeit ist noch nachzutragen, daß er speziell bei Siredon die Anteilnahme mesoblastischer Elemente am Aufbau der Gefäßwandung nicht absolut ausschließen kann.

Was endlich RABLS Standpunkt anlangt, so sei hier noch erwähnt, daß RABL später in der anfangs gegebenen Deutung seiner Befunde bei Urodelen unsicher wurde und sich diesbezüglich folgendermaßen geäußert hat: „Ich habe seinerzeit, allerdings mit der größtmöglichen Reserve, die Vermutung ausgesprochen, daß bei den Amphibien das Endothelsäckchen zu einer Rinne der ventralen Wand des Vorderdarms in genetischer Beziehung stehe. Später habe ich eine ganz ähnliche Rinne auch bei den Selachiern gefunden, mich aber überzeugt, daß sie mit der Bildung des Endo-

thelsäckchens nichts zu tun hat. Nach meinen an Selachiern gewonnenen Erfahrungen scheint es mir wahrscheinlich, daß das Endothelsäckchen aus dem Mesoderm und zwar aus der Splanchnopleura hervorgehe.“ Diskussion zu SOBOTTA (1894).

Zur Frage nach der ursprünglich paarigen oder unpaaren Natur des Vertebratenherzens ist als tatsächlicher Befund für Amphibien jedenfalls die unpaare Anlage festzuhalten. Wenn HOUSSAY von einer paarigen Anlage des Herzens bei Siredon spricht, so ist das wohl nur ein unkorrekter Ausdruck, indem er nämlich unter „Anlage“ eine lateral gelegene Zellgruppe versteht, die später mit der anderseitigen verschmilzt, und dann erst in ihrem Innern ein Lumen entstehen läßt. Dieses aber ist unpaar. Die Anlage eines paarigen Herzschauches ist für Amphibien nur einmal, nämlich von SALENSKY beschrieben worden.

Die unpaare Herzanlage teilen die Amphibien mit allen übrigen Anamniern. Es findet sich allerdings in ZIEGLER (1902) die Angabe, daß die Anlage des Selachierherzens paarig sei. ZIEGLER beruft sich dabei auf HIS. Die Hissche Untersuchung bezieht sich aber nur auf Oberflächenbilder und dürfte wohl gegenüber den ausführlichen Untersuchungen vor allem von MAYER (1887), RÜCKERT (1888) und RAFFAELE (1892) nicht als beweisend zu erachten sein.

Ob in dieser unpaaren Anlage des Anamnierherzens die Rekapitulation eines phylogenetischen Vorgangs zu sehen sei, ist eine Frage, die von seiten der Embryologen meist bejahend beantwortet wurde. Und zwar wurde für diese Ansicht von seiten BALFOURS und RABLS geltend gemacht, daß nur der späte Verschuß des Kopfdarms, dieser wieder bedingt durch den großen Dottergehalt, bei Sauropsiden zu einer, auch auf die Säuger vererbten, paarigen Anlage geführt habe. Diesen Gesichtspunkten fügt SOBOTTA den weiteren, sehr wichtigen hinzu, daß bei Amnioten das Herz bedeutend früher angelegt werde, als bei Fischen. Die ersten Anzeichen der Herzbildung treten bei Amnioten mit der Bildung der ersten Somite, bei Selachiern und Teleostiern erst mit 18—20 Somiten auf. Gerade diese „verfrühte“ Anlage des Herzens der Amnioten führt dazu, daß ein Endocardschlauch gebildet wird, ehe die Endocardzellen die Möglichkeit haben, sich in der ventralen Mittellinie zu treffen.

Aber sind alle diese Gesichtspunkte eigentlich Beweise für die ursprünglich unpaare Natur des Vertebratenherzens? Sind sie nicht vielmehr nur Erklärungen der paarigen Entstehung bei

Amnioten, nachdem der unpaare Zustand a priori als primitiv vorausgesetzt war? Der von MAYER (1887) seinerzeit gegen diese Art von Beweisführung gemachte Einwurf war wohl ein ganz berechtigter.

Die Frage nach der ursprünglich paarigen oder unpaaren Natur des Vertebratenherzens ist von Embryologen aufgeworfen worden und das zu einer Zeit, als man den Parallelismus zwischen ontogenetischem und phylogenetischem Geschehen für einen sehr viel vollkommeneren und vor allem sehr viel einfacheren hielt, als er tatsächlich ist.

SOBOTTA (1902) betont, der Bildungsmodus des Anamnierherzens sei doch wohl jedenfalls primitiver als der des Amniotenherzens. Selbst wenn man diese Annahme als so selbstverständlich gelten lassen wollte, wie SOBOTTA sie hinstellt, so ist doch noch sehr die Frage, ob man berechtigt ist, aus einem primitiven Bildungsmodus ohne weiteres auf den primitiven Zustand eines erwachsenen Organs zu schließen.

Wenn ich mich trotz dieser Einwände der Ansicht von der ursprünglich unpaaren Natur des Vertebratenherzens anschließe, so geschieht das in erster Linie im Hinblick auf vergleichend-anatomische Tatsachen: das im erwachsenen Zustand durchweg unpaare Herz der Vertebraten und das unpaare Rückengefäß der Anneliden. Es kommt zwar bei Anneliden, sowohl bei Polychäten als bei Oligochäten ein paariges Rückengefäß vor, bei Polychäten aber sehr vereinzelt, bei Oligochäten innerhalb verschiedener Gruppen, die keine verwandtschaftliche Beziehung zueinander haben. Dieser Umstand macht es wahrscheinlich, daß es sich hier um eine spezielle abweichende Bildung handelt, die ebenso wie das den Typus darstellende unpaare Rückengefäß von einem primitiven Darmblutsinus abzuleiten wäre.

Es verfügt aber auch die Ontogenie der Amphibien über Tatsachen, die sich zu Gunsten der Annahme nicht nur eines unpaaren Herzens, sondern eines ursprünglich im ganzen Verlauf unpaaren Längsstammes bei Vertebraten deuten ließen: nämlich die Lokalisation der Bildungszellen von Herz und Venen auf den ventralen Mesoblastbezirk. Wie bei der Besprechung der Gefäße zu zeigen ist, darf eine Endothelentstehung in loco durchaus als Regel gelten. Von dieser Regel machen die Dotterdarmvenen eine bemerkenswerte Ausnahme, indem die Bildungszellen des dorsal am Darm liegenden Gefäßes am ventralen Ende des Mesoblasts entstehen, und eine um den ganzen Umfang des Darms gerichtete Wande-

rung ausführen müssen, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen. Dieser von der Regel abweichende und im Hinblick auf den Entwicklungsgang des Organismus sicherlich sehr unökonomische Vorgang bedarf einer Erklärung, und man wird diese wohl dahin abgeben dürfen, daß die Vene ursprünglich da lag, wo jetzt ihre Bildungszellen lokalisiert sind, also in der Gegend des ventralen Mesenteriums; ventro-median. Die laterale oder gar latero-dorsale Lage der Vene ist also eine Cänogenese. Dies ist auch vergleichend-anatomisch begründbar — Vena subintestinalis des Amphioxus, Rückengefäß der Anneliden.

Um noch einmal klar hervorzuheben, in welchem Sinne die auf die ontogenetischen Befunde gestützte Beweisführung gemeint ist: Nicht das spricht für die Annahme eines ursprünglich unpaaren ventro-medianen Längsstammes, daß die Gefäßzellen der Venen in der dem ventralen Mesenterium entsprechenden Region liegen, sondern daß diese Lage der Gefäßzellen mit Bezug auf das später aus ihnen entstehende Gefäß von allgemeiner Regel abweicht und unökonomisch ist.

SOBOTTA (1902) führt die frühzeitige Anlage des Amniotenherzens auf eine Anpassung an die Luftatmung des Keims zurück. Ich möchte hinzufügen, daß auch bei Amphibien die ersten Anzeichen der Herzbildung — womit doch, wenn ich SOBOTTA recht verstanden habe, das erste Austreten der späteren Endocardzellen gemeint sein soll — sehr früh, bei Anuren auch schon gleichzeitig mit der Differenzierung der ersten Somite beginnen. Es kann also nicht die Luftatmung allein gewesen sein, die zu einer „verfrühten“ Anlage geführt hat. Auch nicht Atmung (einschließlich der Wasseratmung) allein, so wenig, wie die respiratorische Funktion die einzige oder auch nur wesentlichste des embryonalen Zirkulationssystems ist. Es wird in verschiedener Beziehung im Interesse des Organismus gelegen haben, daß ein so wichtiger Apparat möglichst früh funktionsfähig war. Die verfrühte Anlage funktionell bedeutungsvoller Organe, die ja eine durchaus verbreitete Erscheinung ist, ist wohl ganz allgemein ein Kennzeichen des höher entwickelten Organismus gegenüber dem primitiven. Unter diesem Gesichtspunkt wird die frühe Anlage des Herzens sowohl der Amphibien als der Amnioten verständlich.

Erfolgt aber die Herzanlage bei Amnioten und Amphibien annähernd gleich früh, so ist es natürlich nur die relative Dotterarmut der letzteren, die die unpaare Herzanlage ermöglicht, und es ist daher durchaus noch nicht entschieden, ob diese unpaare

Herzanlage wirklich allen Amphibien zukommt. Es wäre von Interesse, zu wissen, wie sich die dotterreichen Embryonen der Gymnophionen und vor allem die von Anuren mit Brutpflege, z. B. Notodelphys, in diesem Punkte verhalten.

II. Die Entstehung des Endothels der Gefäße.

Literatur. Nach der auch hinsichtlich der Gefäßbildung grundlegenden Arbeit GOETTES (1875) entstehen alle Gefäße im „interstitiellen Bildungsgewebe“. Anfänglich nur Lückenräume in diesem Gewebe, bilden sie sich zu Kanälen um, indem das Gewebe, das sie umgibt, sich zum Endothel differenziert, und zwar nach GOETTE infolge mechanischer Einflüsse (Druck der Interstitialflüssigkeit). Es entstehen diese Gefäße alle in loco, die Hauptgefäße zum großen Teil selbständig, unabhängig voneinander und treten erst sekundär miteinander in Verbindung. So entstehen z. B. die Aortenbogen unabhängig vom Herzen und von der Aorta und setzen sich erst sekundär mit beiden in Verbindung.

Speziell diese letztere Beobachtung ist in völlig übereinstimmender Weise auch von MAURER (1888) und MARSHALL (1890) festgelegt worden.

Die beiden letztgenannten Autoren haben aus ihren Befunden allgemeinere Schlüsse über die Morphologie des Gefäßsystems nicht gezogen.

Solche allgemeineren Schlüsse finden sich dagegen bei RABL (1887) und BRACHET (1903 b).

RABL fand bei Urodelen das proximale Ende der beiden ersten Aortenbogen in unmittelbarer Verbindung mit dem Herzen; er vermutet, daß dieser Teil des Gefäßes durch Auswachsen des Herzendothelsäckchens entstanden sei, und stellt es als wahrscheinlich hin, daß auch das gesamte übrige Endothelsystem in gleicher Weise durch Auswachsen aus dem Endocard hervorgehe.

In gleicher Richtung tendiert die BRACHERSche Annahme, daß vielleicht alle Gefäßzellen, z. B. auch die der Aorten und Cardinalvenen, in dem medio-ventralen Gefäßbezirk des Mesoblasts ihren Ursprung haben, von wo aus sie sich als Wanderzellen zum Ort der Gefäßbildung hinbegeben. Ventro-dorsal wandernde Zellen des medio-ventralen Mesoblastbezirkes hat BRACHET tatsächlich beobachtet, und diese Beobachtung konnte ich, wie erwähnt, bestätigen. Was aber aus diesen Zellen wird, ob sie wirklich an

der Bildung der Gefäße teilnehmen, hat BRACHET nicht gesehen. Auch er kommt also in diesem Punkte ebensowenig wie RABL über Vermutungen hinaus, Vermutungen, die mehrfach gemachten Beobachtungen entgegenstehen. Es schien darum nicht überflüssig, die prinzipiell wichtigen Beobachtungen GOETTES in eingehender Nachuntersuchung nochmals zu prüfen.

SCHWINK (1890, 1891) ist auf die Gefäßbildung nicht näher eingegangen; er scheint aber anzunehmen, daß seine „Gefäßzellen“ auch das Material für die Aorta liefern.

Vereinzelte, auf Gefäßbildung bezügliche Angaben finden sich außerdem bei VAN BAMBEKE (1870 — *Pelobates fuscus*) und NUSSBAUM (1890 — *Anuren*).

Nach ersterem entsteht die Aorta aus den Urwirbeln; die hierauf bezügliche kurze Bemerkung ist von keiner Abbildung begleitet.

NUSSBAUM gibt an, daß die Lebergefäße teils von den Dottervenen aus, teils aus Elementen des Dotterentoblasts ihren Ursprung nehmen, wiewohl letztere Angabe vielleicht auf die Schwierigkeit der Abgrenzung der Gefäßzellen in der stark dotterhaltigen Leberregion zurückzuführen ist.

Auf eine kurze, bei Gelegenheit der Darstellung der Schädelentwicklung bei *Necturus* nebenher gemachte Bemerkung von PATT (1897), daß der 1. Aortenbogen in der Darmwand entstehe, glaube ich nicht eingehen zu müssen.

1. Endothelbildung aus diffus austretenden Wanderzellen.

Im Gegensatz zu den Gefäßzellen des Endocards und der Dotterdarmvenen steht eine Gruppe von Zellen, die durch ihr durchaus vereinzelter, diffuser Austreten charakterisiert ist, während die Zellen des Endocards und der Dotterdarmvenen in gewissem Sinne, wie schon BRACHET (1903b) hervorhob, in ihrem Ursprung auf einen bestimmten Bezirk, auf das medio-ventrale Mesoblastgebiet, lokalisiert sind.

Es handelt sich offenbar um Wanderzellen, denn die Zellen liegen völlig frei zwischen den übrigen Organanlagen. Bei solchen Zellen ist aber die Beziehung zwischen Ursprungs- und Bestimmungsort schwer zu ermitteln. Es kann denn auch über diese Zellen nicht mehr und nichts anderes ausgesagt werden, als daß sich 1) Anhaltspunkte für den Ort ihrer Entstehung ergeben, daß sie sich 2) auf späteren Stadien zum Teil in ganz bestimmter

Lagerung finden, und daß noch später 3) Gefäße entstehen an genau der Stelle, an der zuvor freie Zellen lagen und in einer Weise, die die Annahme einer Endothelentstehung aus freien Zellen berechtigt erscheinen läßt.

Zum Ausgangspunkt sei Textfig. 11 genommen, die die typische Lagerung freier, mesenchymatöser Wanderzellen bei einem Embryo von *Bufo* zeigt. Die linke Hälfte der Figur entspricht einem weiter kaudal gelegenen Schnitt als die rechte.

Wanderzellen finden sich hier einmal zwischen Darmwand und Mesoblast, zweitens zwischen Mesoblast und Körperepithel. Die ersteren sollen als „innere“, die letzteren als „äußere“ Wanderzellen bezeichnet werden.

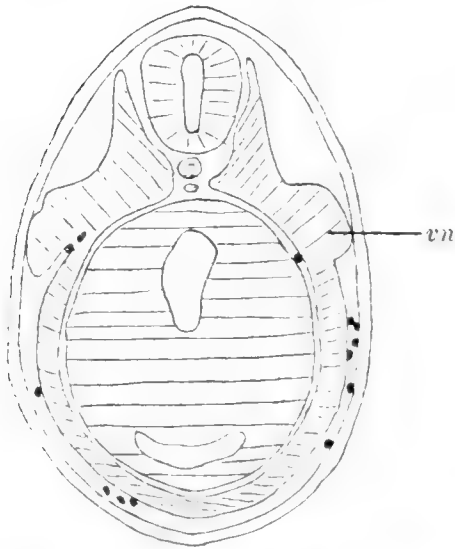


Fig. 11. *Bufo*, 5—6 Somite.
vn Vornierenanlage. Vergr. 45 : 1.

Die einzige Notiz, die ich in der Literatur über freie Wanderzellen wie die hier beschriebenen habe finden können, bezieht sich auf die inneren Wanderzellen. Die erwähnte Notiz stammt von BRACHET (1903b) und betrifft die bereits mehrfach erwähnten ventro-dorsal wandernden Zellen des ventralen Mesoblastbezirks, von denen BRACHET annimmt, daß sie Aorta und Cardinalvenen liefern. Andere Gefäßzellen kommen nach seiner Ansicht auf den von ihm untersuchten Stadien nicht vor.

Außer der inneren Wanderzelle zeigt die Textfig. 11 noch eine Anzahl äußerer, deren Lage sehr verschieden ist. Sie sind über den ganzen Umfang des Mesoblasts verbreitet, am häufigsten aber ähnlich gelagert, wie es auf der rechten Seite der Figur dargestellt ist.

Das histologische Verhalten dieser Wanderzellen ist außerordentlich charakteristisch. Sie sind klein, rundlich oder oval, selten mit einem oder mehreren ganz kurzen, spitz endigenden Fortsätzen. Die Dotterplättchen, die sie enthalten, sind klein, bei weitem kleiner z. B. als die der Zellen der seitlichen Darmwand in der Leberregion, der sie häufig angelagert sind. Besonders auffallend ist an diesen Zellen ihr starker Pigmentgehalt. Diese letztere Eigentümlichkeit ist so ausgeprägt, daß die Fülle des Pigments bisweilen selbst den Kern verdeckt und unkenntlich

macht, und daß die Zellen sich schon bei ganz schwacher Vergrößerung als auffallend dunkle Flecken aus dem relativ helleren Grunde herausheben. (Dies gilt übrigens in so ausgesprochener Weise nur für die stark pigmentierten Embryonen von *Bufo*, und für mit Safranin gefärbte Präparate.)

Dieser Pigmentreichtum dürfte wohl ein Charakteristikum der Wanderzelle sein und eine Begleiterscheinung gewisser biologischer Vorgänge, die sich bei ihr abspielen. Auf die Beziehungen von Pigmentanhäufungen und biologischen Vorgängen in der Zelle hat schon VAN BAMBEKE (1896) hingewiesen, und wie BRACHET in seiner Arbeit über die Gastrulation und Mesoblastbildung der Amphibien (1903a) im einzelnen ausgeführt und nachgewiesen hat, sind neben dem Pigmentreichtum auch die Kleinheit der Dotterplättchen als Begleiterscheinungen biologischer Vorgänge aufzufassen. Er fand diese beiden Charakteristika an Stellen starker Zellvermehrung und an solchen Stellen, an denen aktive Ortsveränderung von Zellen nachgewiesen werden konnte. Sistiert eine periodisch eingetretene Zellvermehrung, kommen wandernde Zellen zur Ruhe, so schwindet das Pigment wieder, und die Dotterplättchen vergrößern sich.

Da man diesen Vorgang nach den BRACHETSchen Ausführungen wohl als bewiesen annehmen darf, so erscheint es berechtigt, die Eigentümlichkeiten der oben beschriebenen Wanderzellen auch in diesem Sinne zu deuten. Sie sind der Ausdruck eines physiologischen Zustandes, der vielleicht eine Anpassung an die freie Ortsbewegung ist. Vielleicht nämlich ist diese Pigmentierung der Wanderzellen auch einer „mechanischen“ Erklärung zugänglich, wie sie RHUMBLER (1900) in seinen interessanten Ausführungen über die Pigmentverteilung bei Mitosen, über die Pigmentstraße des Spermatozoon und andere ähnliche Erscheinungen gegeben hat. Das würde die Ansicht natürlich nur stützen können, daß es sich bei den Eigentümlichkeiten der Pigmentverteilung um biologische Ursachen, um Lebensvorgänge im Innern der Zelle handelt, bei den Wanderzellen vielleicht um eine Verdichtung des Plasmas, und die damit Hand in Hand gehende Verkleinerung der Zelle wäre vielleicht eine Anpassung an die freie Ortsbewegung.

In der Tat sind nun die Wanderzellen in der Regel kleiner als die Elemente, aus deren Mitte sie ihren Ursprung nehmen. Davon überzeugt ein Blick auf die Figg. 28—30, die Wanderzellen auf verschiedenen Stadien des Austretens zeigen.

Von besonderem Interesse ist nun, daß die auffällige Pigmentierung der Wanderzellen als Anzeichen ihrer beginnenden Aktivität bereits kenntlich ist, ehe sie ganz frei geworden sind, denn dieser Umstand ermöglicht es, die Wanderzellen bis in ihr Ursprungsgebiet zurück zu verfolgen.

Fig. 30 zeigt eine Wanderzelle, die völlig frei zwischen Mesoblast und Körperepithel liegt. Die rundliche Form, die geringe Größe, der Pigmentreichtum, die Kleinheit der Dotterplättchen sind deutlich kenntlich. Eine Zelle von ganz gleichem Charakter ist auf Fig. 29 im Augenblick des Austretens dargestellt. Sie ist von ihrem Mutterboden, dem Mesoblast, schon fast völlig gesondert und nur mit einem kleinen Teil ihrer Oberfläche ihm eingelagert, unter sein Niveau eingesenkt. Noch weiter rückwärts im Prozeß der Ablösung führt Fig. 28. Die austretende Zelle liegt mit ihrem einen Ende noch durchaus im Niveau der Seitenplatte, von der sie auch noch nicht irgendwie gesondert ist. Das andere Ende wölbt sich über das Niveau vor, hat kleinere Dotterplättchen und ist reichlicher mit Pigment beladen. Schließlich gibt Fig. 27 ein Bild, in dem die Wanderzelle noch fast völlig in der Ebene ihrer Nachbarzellen liegt und sich als solche nur durch den geschilderten histologischen Bau dokumentiert.

Bilder, wie Figg. 28—30, halte ich für die Abstammung der Wanderzellen für beweisend.

Solche Bilder sind nun am ganzen Umfang der Seitenplatten, sowohl in der Somatopleura als in der Splanchnopleura zu finden, ohne daß sich eine Lokalisation in irgend welchem Sinne geltend machte.

Außer dieser Art der Entstehung von Wanderzellen, bei der eine schon gebildete Zelle sich zu einer Wanderzelle differenziert, kommt noch eine solche vor, bei der der Austritt der Zelle aus dem Verbande zeitlich mit der Mitose zusammenfällt, durch die sie entsteht.

Fig. 23 u. 24 stellen solche Fälle dar, in denen das eine der künftigen Teilprodukte offenbar zur Wanderzelle wird und schon während der Teilung über die Oberfläche des Mesoblasts hinaus gerückt ist. Dieser Fall der Wanderzellbildung ist seltener.

Die bisher beschriebenen Bilder finden sich alle im Mesoblast, auf den ein Teil der freien Zellen also zurückzuführen ist. Die hier gestellte Frage ist aber die: Wo überhaupt werden Wanderzellen gebildet, die mit den in Textfig. 11 dargestellten Elementen in Beziehung gebracht werden können?

In erster Linie wurde bei diesen Untersuchungen die Darmwand berücksichtigt, da ich, beeinflusst vor allem durch die Arbeiten SCHWINKS (1890, 1891) überzeugt war, hier frei werdende Mesenchymzellen zu finden. Ich fand nicht eine. Es wurde bei mehreren Serien der ganze Umfang des Darmes mit starker Vergrößerung abgesucht; überall zeigte sich das gleiche Bild glattwandiger Begrenzung. Weder eine Lockerung des festen Verbandes der Zellen, noch über das Niveau vorragende Zellen in irgend welchen Stadien der Auswanderung waren zu sehen. Auch randständige Mitosen, die quer zur Oberfläche gerichtet waren, fanden sich nicht. Mit der in solchen Dingen überhaupt erreichbaren Sicherheit wird man den Entoblast an der Mesenchymbildung für unbeteiligt ansehen müssen.

Nicht so den Ektoblast. Es sei auf die wohl beweisenden Bilder der Figg. 25 und 26 verwiesen. In diesen Fällen ist die austretende Zelle von ihren Nachbarzellen, abgesehen von einer wenig stärkeren Pigmentierung, nicht different. Die Ektoblastzelle besitzt eben die gleichen Eigentümlichkeiten wie die Wanderzelle, es fehlt ihr nur noch die abgerundete Form.

Die Bildung ektoblastischer Wanderzellen ist ein durchaus häufiges Vorkommen, auf frühen Stadien fast ebenso häufig wie die Loslösung mesoblastischer Elemente.

Die auf Textfig. 11 der Lage nach angedeuteten Typen freier Wanderzellen eines Embryo von 4—6 Somiten nehmen also ihren Ursprung aus beliebigen Stellen der Splanchnopleura, der Somatopleura und des Ektoblasts.

Daß Wanderzellen in den Embryonalanlagen von Wirbeltieren überhaupt vorkommen, ist durch die mehrfach bestätigten Beobachtungen WENCKEBACHS (1886) an lebenden Teleostierembryonen wohl eine sichergestellte Tatsache. Auch von WENCKEBACH werden die Wanderzellen mit der Bildung der Gefäßwandungen in Zusammenhang gebracht. Um eine sehr ausgedehnte Ortsbewegung der Wanderzellen handelt es sich bei den Amphibien aber offenbar nicht, denn die Lage der freien Zellen bleibt während der aufeinander folgenden Stadien annähernd konstant.

Zu der Frage, was aus den in Textfig. 11 dargestellten Wanderzellen wird, muß bezüglich der „inneren“ Wanderzellen hervorgehoben werden, daß sie kaum anders, wie als Gefäßzellen gedeutet werden können. Denn während jener frühen Perioden entsteht zwischen Darmwand und Mesoblast nichts anderes als

Gefäße und andererseits läßt sich zeigen, daß diese Gefäße aus keinen anderen Elementen als aus freien Zellen hervorgehen.

Die inneren Wanderzellen werden sich wohl an der Bildung der Dotterdarmvenen, eventuell auch des Vornierenglomerulus beteiligen. Jedenfalls haben sie eine untergeordnete Bedeutung; denn der Hauptteil der Dotterdarmvenen entsteht, wie bereits dargetan, aus dem medio-ventralen Mesoblastbezirk. Der Vornierenglomerulus und seine Gefäße aber wird, wie im folgenden genauer ausgeführt werden soll, von Sklerotomzellen gebildet.

Bezüglich der äußeren Wanderzellen ist ihre Anteilnahme an der Gefäßbildung sehr wahrscheinlich, wie ein Blick auf Fig. 18 zeigt. Das Endothel des noch ohne jeden Zusammenhang mit anderen Gefäßen bestehenden Ductus Cuvieri läßt in seinem Bau die Beziehungen zu freien Zellen klar erkennen. An der Bedeutung der äußeren Wanderzellen als Gefäßbildner zu zweifeln, liegt um so weniger Grund vor, als sich für einen Teil derselben, für den später zu besprechenden „sklerotomalen“, eine solche Bedeutung, wie ich glaube, erweisen läßt.

Es läßt sich natürlich nicht entscheiden, ob alle äußeren Wanderzellen in die Bildung von Endothelien eingehen. Wahrscheinlich ist das nicht der Fall, und in späteren Stadien liefern jene an Zahl immer mehr zunehmenden Zellen offenbar einen Teil des Körperbindegewebes. Nicht berechtigt ist es wohl aber, einen bestimmten Teil dieser Zellen, etwa den ektoblastischer Herkunft, von der Gefäßbildung auszuschließen. Irgend welche Verschiedenheiten im Bau der freien Zellen, die noch einen Schluß auf ihren mesoblastischen oder ektoblastischen Ursprung zuließen, waren nicht aufzufinden. Histologisch sind alle die hier beschriebenen freien Zellen durchaus gleichwertig, und ihre morphologische Gleichwertigkeit nur auf Grund ihrer Herkunft aus verschiedenen Keimblättern anzuzweifeln. dazu liegt meiner Ansicht nach ein zwingender Grund nicht vor.

Der vorausgegangenen Darstellung wurden Untersuchungen an *Bufo* zu Grunde gelegt. Das Gesagte gilt aber ebenso auch für *Siredon*, nur mit dem Unterschied, daß die freien Zellen hier spärlicher sind, und daß sich ektoblastische Wanderzellen nicht feststellen ließen. Vielleicht war an diesem abweichenden Resultat die in diesem Falle durch den geringen Pigmentgehalt bedingte Erschwerung der Untersuchung mit schuld.

Der Anteil, den die freien Wanderzellen bei *Bufo* und bei *Siredon* an der Gefäßbildung haben, ist durchaus unbedeutend.

Für die Gesamtauffassung des Gefäßsystems aber ist es von Interesse, daß eine solche Anteilnahme überhaupt existiert, oder doch als sehr wahrscheinlich angenommen werden darf.

2. Die sklerotomalen Gefäßzellen.

Die Endothelien des Herzens und der Dotterdarmvenen zeigen die Entstehung aus lokalisiertem Bildungszentrum; der eben beschriebene Typus wurde als Gefäßbildung durch diffus austretende Wanderzellen charakterisiert.

Eine Gruppe mesoblastischer Wanderzellen aber bedarf einer besonderen Besprechung; auf sie paßt die eben gegebene Definition der Wanderzellen, daß sie nämlich aus ganz beliebigen Stellen des Mesoblasts austreten können, nicht.

Es handelt sich vielmehr abermals um das Gebundensein an eine lokalisierte Bildungsstätte, und zwar an das Sklerotom. Ihm gehören auf Textfig. 11, S. 56, jene zwei Zellen an, die auf der linken Seite der Figur am weitesten dorsal gelegen, zwischen Vornierenanlage und Seitenplatte wie eingeklemmt sind. Es sind dies Zellen, die an der Grenze von segmentiertem und unsegmentiertem Mesoblast, also an der Unterfläche des späteren Sklerotoms frei werden.

Die Gründe, die diese Annahme berechtigt erscheinen lassen, sind das Vorkommen auffällig pigmentierter und abgerundeter Zellen, einmal an der unteren Grenze des späteren Sklerotoms, und dann in der beschriebenen Lage zwischen Vornierenanlage und Seitenplatte, schließlich das sehr häufige Vorkommen von Wanderzellen, die hart am Ventralrande der Vornierenanlage liegen. Es sind dies, gerade durch ihren Gegensatz zu der sonst herrschenden Regellosigkeit in der Anordnung der Wanderzellen, recht auffällige Bilder.

Von derselben Region nimmt auch ein Teil der „inneren“ Wanderzellen ihren Ursprung, wie Fig. 17 (Bufo, 5—6 Somite) zeigt. Der Schnitt trifft die vorderste Grenze der Vornierenanlage, die als ein hier noch kaum angedeuteter Wulst der Somatopleura entsteht. Gerade unterhalb dieses Wulstes, also in dem Spalt-raum zwischen Seitenplatte und Körperepithel, liegt eine vom übrigen Mesoblast völlig gesonderte, äußerst stark pigmentierte Zelle. Ihr gegenüber, in dem Zwischenraum zwischen Splanchnopleura und Darmwand, ist eine ebensolche Zelle gelegen. Nach den bisher mitgeteilten Beobachtungen über Wanderzellen erscheint

es berechtigt, auch diese Zellen unter sie einzureihen und anzunehmen, daß sie an der Stelle, an der sie liegen, auch ihren Ursprung genommen haben. In der Zone zwischen den beiden frei gewordenen Zellen findet sich im Mesoblast eine Stelle, die in auffälliger Weise stärker pigmentiert ist als die Umgebung. Vielleicht ist diese Erscheinung damit in Zusammenhang zu bringen, daß in dieser Region eine Bildung weiterer Wanderzellen in Vorbereitung begriffen ist.

Die bisher an den bei *Bufo* erhaltenen Bildern dargetane Ansicht hätte nur den Wert einer Vermutung, wenn den dargestellten Beobachtungen nicht solche über *Siredon* an die Seite gestellt werden könnten, die denselben Vorgang in etwas abgeänderter, aber eben darum durchaus einwandfreier, deutlicher Art zeigten.

Es handelt sich hier um dieselbe Verschiedenheit zwischen *Bufo* und *Siredon*, die auch bei der Bildung des Endocards und des proximalen Teils der Dotterdarmvenen hervortrat. Bei *Bufo* einzeln austretende, zunächst auch noch isoliert bleibende Zellen, bei *Siredon* mehr oder weniger vollständige Zellketten, die mit dem Mutterboden noch in Zusammenhang stehen.

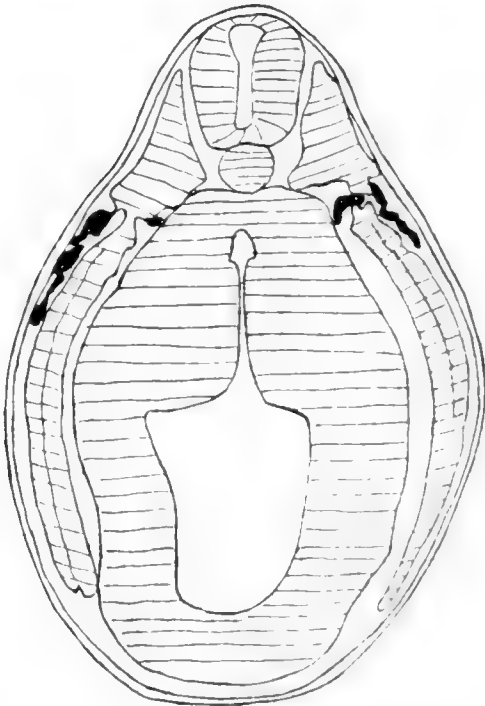


Fig. 12.

Fig. 12. *Siredon*, 14—15 Somite. Vergr. 45 : 1.



Fig. 13.

Fig. 13. *Siredon*, 11 Somite. Vergr. 100 : 1.

Zur Uebersicht zeigt Textfig. 12 die Lage der mit dem Mutterboden noch verbundenen Zellketten an. Die Orientierung der Fig. 19, 20 und Textfig. 13 versteht sich hiernach von selbst.

Textfig. 13 zeigt eine zwischen Darmwand und Seitenplatte gelegene Zellkette, aus drei Zellen bestehend, deren am weitesten dorsal gelegene mit dem Mesoblast in zweifellosem Zusammenhang steht. Eine ähnliche Stelle gibt Fig. 21 bei stärkerer Vergrößerung und möglichst genauer Auszeichnung des Details, um die Art dieses Zusammenhanges zu illustrieren.

Fig. 19 und 20 zeigen neben den inneren Zellketten noch mit besonderer Deutlichkeit die äußeren, die von viel beträchtlicherer Ausdehnung sind. In Fig. 20 findet sich an der Stelle, die den Ausgangspunkt der Ketten angibt, eine Mitose.

Die inneren Zellen gehen vermutlich in die Bildung der Vornierengefäße mit ein; ihre Zahl ist immer gering.

Die äußeren Zellketten finden sich immer intersegmental; bei Bufo greifen die den Zellketten der Lage nach entsprechenden freien Zellen noch etwas auf die beiden angrenzenden Somite über. Die durch diese Beziehungen zu den Gefäßzellen gekennzeichnete Segmentgrenze — es ist immer nur eine einzige, an der sich die beschriebenen Bildungen finden — ist immer genau am Kranialrande der Vornierenanlage gelegen. Dies aber ist die Stelle des Ductus Cuvieri. Es sei nochmals auf Fig. 18 verwiesen, die den Ductus Cuvieri von Bufo darstellt, im dorsalen Teil schon endothelial, im ventralen Teil nur von einer Kette unregelmäßig aneinander gelagerter Zellen gebildet.

Kranialwärts wie kaudalwärts von dieser Region finden sich bei Embryonen dieses Alters zwischen Somatopleura und Körper-epithel keinerlei Organanlagen. Die Lage des Ductus Cuvieri stimmt, wie schon gesagt, genau mit der auf früheren Stadien konstatierten Lage der Gefäßzellen überein. Die Beziehung zwischen beiden Anlagen ist also nicht zu verkennen, und es ist daher wohl die Annahme berechtigt, daß der Ductus Cuvieri aus freien Wanderzellen (Bufo) oder Zellketten (Siredon) gebildet wird, die dem Grenzbezirk zwischen Somit und Seitenplatte entstammen. Außer diesen Zellen nehmen an der Bildung des Gefäßes wahrscheinlich auch noch Wanderzellen anderer Abkunft, die besprochenen diffus austretenden Wanderzellen teil.

Die eben besprochenen Gefäßzellen sind den sklerotomalen angereicht worden, obgleich ein Sklerotom zur Zeit ihres ersten Auftretens noch nicht differenziert ist. Es sollte mit dieser Bezeichnung nur ihre lokale Zusammengehörigkeit mit den später aus dem gleichen Bezirk hervorgehenden Gefäßzellen hervorgehoben werden.

Es folge nun die Darstellung der Bildung derjenigen Gefäße, deren Zellen dem eigentlichen differenzierten Sklerotom entstammen.

a) Aorta und Vornierengefäße.

Bei *Siredon* wie bei *Bufo* besteht die Aorta aus einem vorderen paarig angelegten und aus einem hinteren unpaaren Teil.

Der letztere ist es, der bei *Siredon* zuerst entsteht, und bei einem Embryo von 16—17 Somiten von der Gegend des 2. Somiten bis hinter die des 9. zu verfolgen ist. Ein Lumen zeigt die hier von Anfang an unpaare Aorta nur streckenweise; sein Auftreten ist un-

regelmäßig und zeigt keine Beziehung zur Metamerie. Auch der speziellere Bau der Aortenanlage ist innerhalb der Anlage selbst ein unregelmäßiger und wechselnder. Häufig liegt nur eine einzige Zelle an der für die Aorta charakteristischen Stelle: zwischen Darmwand und Hypochorda. Oefter finden sich kleine Gruppen von Zellen. Bezüglich der Herkunft der Aortenzellen sei auf Textfig. 14 und 15 verwiesen.

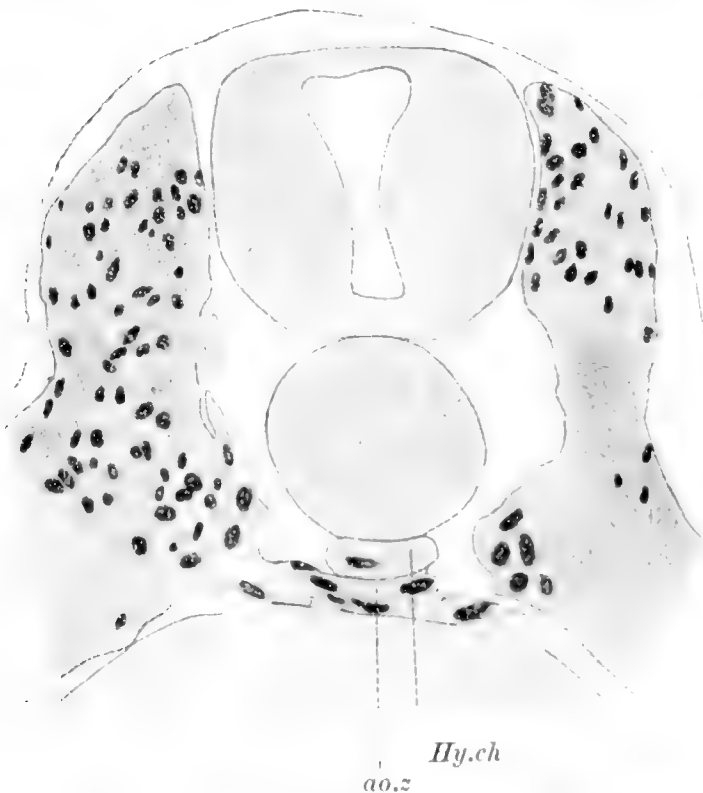


Fig. 14. *Siredon*, 16—17 Somite. *Hy.ch* Hypochorda, *ao.z* Aortenzellen. Vergr. 167 : 1.

Es ist hervorzuheben, daß diese Zusammenhänge der Aortenanlage mit dem Sklerotom zwar nicht ausschließlich aber wesentlich segmentale sind und am ausgiebigsten immer am Vorderrande der Somite bestehen. Bei einem Embryo von 16—17 Somiten fanden sich regelmäßige Zusammenhänge dieser Art mit der Aorta beiderseits vom 2.—6. Somit. Am 7.—9. Somit war noch ein median gerichtetes Vorwärtsdrängen der ventralen vorderen Ecken der Somite zu bemerken, aber nur bisweilen ein Zusammenhang mit der Aortenanlage. Weiter kaudalwärts wird die Aorta immer un-

deutlicher, ihre Zellen immer spärlicher; sie zeigt kein Lumen mehr und erreicht bald ihr Ende.

MAURER (1892) hat über die Bildung des Sklerotoms von *Siredon* angegeben, daß dasselbe anfangs ein Divertikel des Mesoblasts sei und erst später mesenchymatös aufgelöst werde. Die Divertikelbildung und spätere mesenchymatöse Auflösung erfolgt wie die Differenzierung der Somite überhaupt von vorn nach hinten, so daß also das Sklerotomdivertikel und das mesenchymatöse Sklerotom am gleichen Embryo ausgebildet sein kann, wobei dann das letztere (das mesenchymatöse Sklerotom) kranialwärts vom ersteren gelegen ist.

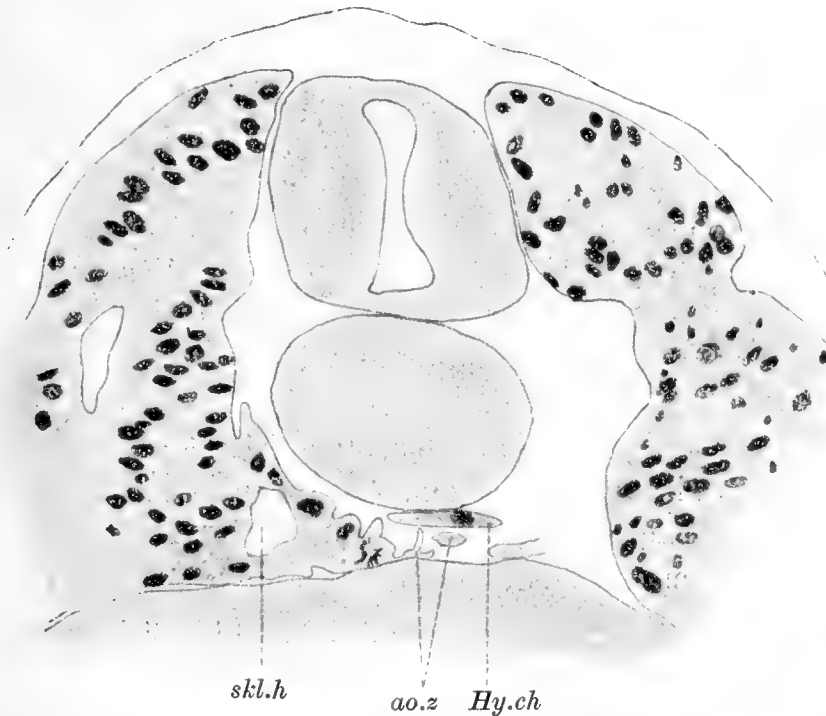


Fig. 15. *Siredon*, 16—17 Somite. *Hy.ch* Hypochorda, *ao.z* Aortenzellen, *skl.h* Sklerotomhöhle. Vergr. 167 : 1.

Für die Aortenbildung entstand nun die Frage, ob die Aortenzellen erst von den frei gewordenen Mesenchymzellen abgegeben werden, oder ob sie auch im Bereich jener Sklerotomanlagen entstehen, die sich noch auf dem Stadium des Divertikels befinden, und wenn letzteres der Fall ist, wie dann die Loslösung der Aortenzellen erfolgt.

Die erste Anlage der Aorta findet sich bei Embryonen von etwa 14—16 Somiten. Ein Embryo von 16—17 Somiten, bei dem sich die Aortenanlage vom 2. bis etwa 10. Segment ausdehnt, zeigt nun ein Sklerotomdivertikel in der Gegend des 7.—9. Segments. Hieraus ist zu schließen, daß das Vorderende der un-

paaren Aorta wohl zum Teil aus dem mesenchymatösen Sklerotom entsteht, das hintere Ende aber aus dem Sklerotomabschnitt, der sich auf dem Stadium des Divertikels befindet. Letztere Bildungsweise ist nun von besonderem Interesse im Hinblick auf die seinerzeit von FELIX (1897) gemachten Angaben über die Bildung der Aorta bei Salmoniden.

Die Aorta entsteht hier aus dem „Mesenchymaortenstrang“ oder Sklerotom, das eine mediale Abschnürung des Somiten darstellt. Dieser Mesenchymaortenstrang ist „infolge des ungenügenden Platzes ohne Spaltraum. Man kann also an dieser Stelle von einer Trennung des Sklerotoms in zwei Blätter kaum sprechen; daß aber trotzdem zwei Blätter vorhanden sein müssen, erkennt man aus dem Zusammenhang mit dem Myotom auf der einen, mit der Cutisplatte auf der anderen Seite“ (S. 350).

Das Sklerotom ist also nach FELIX auch bei Salmoniden ein Divertikel des Somiten. Es enthält potentiell eine Fortsetzung des Cöloms, und das später im Mesenchymaortenstrang auftretende Aortenlumen ist auf das Cölom zurückzuführen. Verallgemeinernd spricht FELIX den Gedanken aus, daß vielleicht das gesamte Gefäßsystem auf das Cölom zurückzuführen sei.

Was nun die Befunde bei Siredon anlangt, so kann auch da, wo die Aorta im Bereich des Sklerotomdivertikels entsteht, eine Beziehung der Sklerotomhöhle zum Aortenlumen mit Entschiedenheit in Abrede gestellt werden.

Das Sklerotomdivertikel ist da, wo es mit der Aorta in Zusammenhang steht, medianwärts in einen Zipfel ausgezogen. Dieser Zipfel zeigt auf dem Querschnitt medial stets mehrere nebeneinander gelegene Zellen. Die am weitesten medial gelegenen werden zu Aortenzellen. In diese mediale Ecke des Sklerotoms setzt sich die Sklerotomhöhle nicht fort.

Textfig. 15 zeigt die Bildung einer Aortenzelle durch mitotische Teilung einer medial am Divertikel gelegenen Sklerotomzelle. Die für die Frage wesentlichste Stelle findet sich genauer ausgezeichnet noch einmal auf Fig. 33. Es ist klar, daß bei dieser Bildungsweise eine Beziehung zwischen Sklerotomhöhle und Aortenlumen nicht bestehen kann.

Erst relativ spät, bei einem Embryo von 21–22 Somiten, ist die Anlage des vorderen, paarigen Teils der Aorta zu konstatieren, der in Fig. 31 wiedergegeben ist.

Die paarige Aorta ist deutlich endothelial begrenzt, und die beiderseitigen Stämme vereinigen sich kaudal in der Gegend des

2. Somiten miteinander. Der Schnitt geht durch das kraniale Ende der rechten Aorta. Das mit 1 bezeichnete Lumen ergibt sich als Aortenlumen nur aus dem Verfolg der Serie. Es zeigt sich, daß die Bildungszellen der Aorta an deren kranialem Rande in nichts von den übrigen Mesenchymzellen abweichen, die sich hier aus dem Sklerotom lösen. Es stehen die Aortenzellen in direktem Zusammenhang mit den Mesenchymzellen des Sklerotoms, und es zeigt das Aortenlumen eine spaltförmige Kommunikation mit dem Zwischenraum zwischen den übrigen Mesenchymzellen.

Ganz in der gleichen Weise wie bei *Siredon* entsteht der vordere paarige Teil der Aorta bei *Bufo*. Bei einem *Bufo*-embryo mit noch nicht gebildetem Endocard (die Somitenzahl war wegen Unvollständigkeit des hinteren Teiles der Serie nicht bestimmbar; nach Vergleich mit anderen Präparaten schätze ich sie auf etwa 10) findet sich reichliche Mesenchymbildung unter dem 2. Somiten. An den beiden angrenzenden Somiten, dem 1. und 3, zeigt sich noch kein Freiwerden von Zellen. Diese Mesenchymbildung im 2. Somit steht wohl im Zusammenhang mit der Bildung der Aorta, deren erste Anlage auch unter dem 2. Somit erfolgt. Einen Schnitt durch diese Gegend stellt Fig. 34 bei einem Embryo von 16—17 Somiten dar. Die linke Aorta ist ein geschlossenes Endothelrohr und liegt annähernd median. Sie ist im Schnitt ca. 20 μ hinter ihrem kranialen Ende getroffen. Die rechte Aorta hat ihr kraniales Ende gerade in der Schnittebene erreicht. Da nun das Wachstum der Aorta, wie das der Gefäße überhaupt, offenbar an den freien Enden erfolgt — hier finden sich vor allem jene deutlichen Zusammenhänge mit Mesenchymzellen — so stellt auf Fig. 34 die rechte Aorta ein jüngeres, die linke ein älteres Stadium der Gefäßbildung dar. Daher an der linken Aorta der endothelartige Habitus, die bereits beginnende Abplattung der Wandzellen, an der rechten Aorta dagegen Zellen, die von den umgebenden Mesenchymzellen in nichts unterschieden sind. Die Zellen der rechten Aorta bilden auch noch kein geschlossenes Rohr, sondern lassen lateralwärts einen Spalt offen, genau wie bei *Siredon*. Sie stehen auch bei *Bufo* in unmittelbarem Zusammenhang mit den Sklerotomzellen und entstehen ersichtlich im Zusammenhang mit anderen Mesenchymzellen, wie solche sowohl dorsal als ventral von ihnen gelegen sind.

Etwa 30 μ hinter dem abgebildeten Schnitt erfolgt die Vereinigung der paarigen Anlagen zur unpaaren Aorta, die kaudalwärts noch eine Ausdehnung von etwa 70 μ besitzt. Ob auch

hier wie bei Siredon die unpaare Anlage früher als die paarige entsteht und wie überhaupt der unpaare Teil entsteht, kann ich nicht angeben.

Das Lumen der Aorta entsteht, wie aus dem Gesagten hervorgeht, im vorderen paarigen Teil bei Bufo und Siredon durch Aneinanderlagerung von Mesenchymzellen unter Umschließung eines Hohlraumes, der mit den Lückenräumen im Mesenchym kommuniziert. Im unpaaren hinteren Teil der Aorta entsteht bei Siredon das Lumen durch Auseinanderweichen vormals dicht zwischen Hypochorda und Darmwand zusammengedrückter Zellen.

Was die in gewissem Sinne segmentale Anlage der Aorta anlangt, so ist sie natürlich nur ein Ausdruck der Metamerie der Sklerotome, nicht der eines der Aorta selbst zukommenden segmentalen Aufbaues. Die von HOUSSAY auf Grund ähnlicher Beobachtungen gemachte Annahme einer phylogenetischen Entstehung der Aorta aus einer dorsalen Vereinigung ursprünglich segmentaler Darmgefäße entbehrt, solange keine anderen als ontogenetische Gesichtspunkte dieser Art für sie geltend gemacht werden können, der Begründung.

Bei einem Bufoembryo von 16—17 Somiten ist auch der Vornierenglomerulus bereits angelegt (Fig. 46), und zwar in Form unregelmäßiger Zellgruppen, die der eingedellten medialen Wand der Vornierenanlage anliegen und an mehreren Stellen Gefäßlumina zwischen sich fassen, die über 20—30 μ ausgedehnt sind. Ketten von Mesenchymzellen erstrecken sich deutlich zwischen ihnen und dem Sklerotom, dessen frei werdende Zellen außerdem noch medianwärts und dorsalwärts vordringen.

Es ist also die Anlage des Vornierenglomerulus und seiner Aortenäste ebenso wie die der Aorta von Sklerotomzellen abzuleiten.

Bei Siredon erfolgt die Anlage des Vornierenglomerulus in gleicher Weise. Fig. 16 stellt das Austreten der Sklerotomzellen an die Medialwand der Vornierenanlage dar.

Die Anlage des Vornierenglomerulus erfolgt also isoliert und setzt sich erst sekundär mit der Aorta in Verbindung. So sind die Verhältnisse auch bei FELIX in HERTWIGS Handbuch (1904) angegeben, und dieser Befund wird hier nur darum erwähnt, weil neuerdings von FILATOW (1904) die Behauptung aufgestellt wurde, daß „die Verbindung zwischen Glomus und Aorta in allen Stadien besteht und nicht sekundär auftritt“. Diese Angaben FILATOWS können also nicht bestätigt werden. Die Aorta ist bei einem Bufoembryo von 16—17 Somiten nur eine kurze Strecke weit und

zwar unter dem 2. Somit entwickelt. Die Anlage des Glomerulus ist aber bis zum 4. Segment ausgedehnt und zeigt nur unter dem 2. Somit und nur auf einer Seite eine nicht ganz deutliche Verbindung mit der Aorta in Form einer unregelmäßigen Zellkette, sonst überall nur Verbindungen mit dem Sklerotom.

b) Vena jugularis und Vena cardinalis posterior.

Fig. 45 gibt ein Uebersichtsbild über das Sklerotom und seine nähere Umgebung bei einem Bufoembryo von 16—17 Somiten. Der Schnitt geht durch die Gegend des 2. Somiten. Die Aorta, hier in ihrem kaudalen Teil getroffen, ist unpaar. Der mediale Teil des Sklerotoms zeigt die typische mesenchymatöse Lockerung. Freie Zellen wandern von hier aus erstens dorsalwärts am Myotom entlang, zweitens gegen die Mittellinie zu und schließlich ventralwärts zu der Gegend des Vornierenglomerulus.

Der laterale Teil des Sklerotoms dagegen stellt eine kompakte Masse dar, dorsalwärts begrenzt von der ventralen Wand des Myotoms, lateralwärts von dem nur unscharf abgesetzten ventralen Myotomfortsatz. Die Form des Sklerotoms ist annähernd dreieckig; an der dorsalen Ecke des Dreiecks sind zwei Lückenräume kenntlich; einer derselben erweist sich im weiteren Verlauf als Vena jugularis.

Fig. 36 gibt dieselbe Stelle auf dem kaudalwärts folgenden Schnitt bei stärkerer Vergrößerung. Die in der Abbildung rechts gelegene Zellkette ist der ventrale Myotomfortsatz. An seiner Ursprungsstelle, also an der ventro-lateralen Ecke des eigentlichen Myotoms, grenzt er an eine Zelle mit langgestrecktem Fortsatz, die also ein Bestandteil der ventralen Wand des Myotoms ist.

Dieser Fortsatz erstreckt sich wie ein Dach über die drei unter ihm liegenden Lücken. Die mittelste von ihnen ist die Vene, wie sich aus dem Vergleich mit dem folgenden Schnitt, Fig. 37, ergibt.

Sie ist also in ihrem kranialen Ende auf diesem Stadium nichts als ein Lückenraum im Sklerotom, wie solcher Lückenräume auch andere existieren. Die Zellen, die die Lücke begrenzen, werden unter Ausweitung des Lumens und Abplattung zu den Endothelzellen. Diese Abplattung kann natürlich nur dort auftreten, wo ein genügender Raum für eine solche Differenzierung gegeben ist; sie erfolgt also charakteristischerweise nicht da, wo das sich herausdifferenzierende Gefäß der kompakten Zellmasse des Sklerotoms anliegt, sondern an seiner freien Seite. Man findet

also in der gleichen Schnittebene die Vene auf der einen Seite von indifferenten Mesenchymzellen, auf der anderen Seite endothelial begrenzt (vergl. Fig. 37). Bei einem sprossenartigen Auswachsen eines Endothels in umgebendes Gewebe hinein müßte das Bild natürlich ein durchaus anderes sein.

Das Kranialende der Vena jugularis (Fig. 36) ist nach außen offen, ebenso wie das Kranialende der Aorta. Der Raum, in den sich die Gefäße öffnen, ist der Lückenraum zwischen den Mesenchym- oder Bindegewebszellen, also Schizocöl. Daß von Beziehungen zum Cölom, wie sie FELIX (1897) für die Aorta der Salmoniden annimmt, hier auch für die mitten im Sklerotom entstehende Vena jugularis nicht die Rede sein kann, geht aus den Abbildungen wohl völlig klar hervor. Die Vene entsteht am äußersten Rande des Sklerotoms und zwar nicht als eine Fortsatzbildung desselben. Sie liegt hart unter der ventralen Myotomwand und geht aus einem Lückenraum hervor, der sicher nicht auf eine Sklerotomhöhle zurückzuführen ist. Gegen eine solche Rückführung spricht außer der randständigen Lage die offene Kommunikation mit den Lückenräumen zwischen den Mesenchymzellen.

Das gleiche gilt für die Vena cardinalis posterior (Fig. 35). Auch sie liegt direkt unter der ventralen Myotomwand und zeigt eine Oeffnung gegen den Spaltraum zwischen Myotom und Sklerotom; gegen das Sklerotom zu ist sie auf dem dargestellten Schnitt schon fast völlig gesondert.

Ductus Cuvieri, Vena jugularis und Vena cardinalis posterior sind zu dieser Zeit noch nicht miteinander in Verbindung getreten, wenn auch ein unzusammenhängendes Lückensystem im Sklerotom schon die Linie andeutet, längs deren diese Verbindung sich vollziehen wird.

Es entsteht also der Vornierenglomerulus und seine Aortenäste aus Zellhaufen und Zellketten, eine Anordnung, die man im Hinblick auf den engen Raum zwischen Darmwand und Seitenplatten von vornherein als die wahrscheinlichste vermutet haben würde.

Die Aorta entsteht aber in einem Bezirk, der freien Raum für isoliert austretende Elemente läßt, und zu einer Zeit, da die Zellen dieses Bezirkes gerade in lebhafter Proliferation und Auswanderung begriffen sind. Es handelt sich um stärker spezialisierte Zellen, als im medio-ventralen Mesoblastbezirk, Zellen von bereits

ganz ausgesprochenem Bindegewebscharakter. Diese Verhältnisse bedingen die spezielle Bildungsweise der Aorta: durch Aneinanderlagerung freier Zellen von durchaus bindegewebigem Charakter, von Anbeginn mit einem Lumen, das sich frei in den Raum zwischen den übrigen Bindegewebszellen öffnet. Der Zusammenhang mit dem Ursprungsort wird nicht durch eine geschlossene Kette dicht gedrängter Zellen gebildet, sondern durch die langgestreckten Fortsätze frei entfalteter Elemente.

Im lateralen Bezirk des Sklerotoms liegen die Verhältnisse wieder wesentlich anders (vergl. Fig. 45). Hier ist kein Platz für freie, voneinander gelöste Bindegewebszellen gegeben. Die Zellen liegen dicht gedrängt, wie aneinander gepackt. Das hier entstehende Gefäß, die Vena jugularis, tritt daher als Lücke innerhalb der kompakten Zellmasse auf, und die Zellen, die die Lücke begrenzen, differenzieren sich zu Endothelzellen.

Überall erscheint der spezielle Bildungsmodus durch das jeweilige Verhalten des umgebenden Gewebes kausal bedingt. Es ließe sich das kaum deutlicher demonstrieren, als an diesen zu gleicher Zeit, aus gleichem Mutterboden so dicht beisammen entstehenden Gefäßanlagen.

3. Endothelbildung im Bindegewebe.

In derselben Abhängigkeit von dem augenblicklichen Stadium der Differenzierung, in dem sich das zur Gefäßbildung zur Verfügung stehende Material befindet, stehen natürlich auch die peripheren Gefäße. Es sind darunter hier solche verstanden, die außerhalb aller Beziehungen zu lokalisierten Bildungszentren entstehen. Als Beispiel diene die Arteria carotis und die Gefäße der Visceralbogen. Beide entstehen in loco im embryonalen Bindegewebe.

Es entsteht die Carotis im Mesenchymgebiet des Kopfes zu einer Zeit, da dieses Mesenchym bereits eine sehr deutliche bindegewebige Differenzierung besitzt und die Zellen mittels ihrer langen, feinen und zahlreichen Fortsätze wahrscheinlich schon ein geschlossenes Netzwerk bilden, ein Verhalten, das aus Schnitten natürlich nicht klar erwiesen, sondern nur mit annähernder Sicherheit erschlossen werden kann. Das Endothel der Arteria carotis liegt ursprünglich völlig isoliert in diesem Netzwerk, ohne irgendwelchen Zusammenhang mit anderen Gefäßen. Seine Zellen sind denen des Bindegewebsnetzes histologisch meist noch gleich und stimmen an den freien Enden des Gefäßes völlig mit ihnen überein.

Fig. 52 zeigt das vorderste Ende der Arteria carotis (Bufo, 16—17 Somite); man sieht hier deutlich den unmittelbaren Zusammenhang der Mesenchymzellen mit den Zellen der Gefäßwand. Das Lumen des Gefäßes ist medialwärts gegen den Lückenraum im Bindegewebe geöffnet. In letzterer Beziehung ist die Carotis-anlage derjenigen der Aorta vergleichbar. Nicht völlig gleich aber ist in histologischer Hinsicht das Bildungsmaterial der Wandung. Es ist bereits stärker differenziert als die Bildungszellen der Aorta; das embryonale Bindegewebe stellt, wie erwähnt, bereits eine Art Netzwerk dar; und so erscheint die Carotis mehr als ein Teil des Lückenraumes dieses Netzwerkes.

Deutlicher zeigt dasselbe Verhalten das periphere Ende des 1. Visceralbogengefäßes, der Arteria hyomandibularis. Es liegt der Lateralseite des Mandibularbogens an. Der Mandibularbogen ist an dieser Stelle — es handelt sich um seinen ventralen freien Rand — auf dem in Rede stehenden Stadium (Bufo, 16—17 Somite) rein mesenchymatöser oder richtiger bindegewebiger Natur. Die ziemlich dicht gelagerten Zellen bilden ganz offenbar ein Netzwerk, wie aus Fig. 32 wohl ersichtlich ist. Inmitten der vielgestaltigen, zum großen Teil miteinander verbundenen Zellen liegt ein kleiner, etwa dreieckiger Hohlraum. Es ist dies das Lumen der hier an ihrem zur Zeit distalsten freien Ende getroffenen Arteria hyomandibularis. Als solche wird sie auf weiter kaudal geführten Schnitten kenntlich durch die größere Weite ihres Lumens und die abgeplatteten dünnen Wandzellen.

Ohne diesen Zusammenhang mit einem von zweifellosem Endothel umkleideten Hohlraum zu kennen, würde man das in Fig. 32 dargestellte dreieckige Lumen sicherlich für nichts anderes halten als für eine der vielen Lücken in dem Netzwerk der Bindegewebszellen. Und ich glaube, man kann mit Recht sagen, die Arterie ist nichts anderes als solch eine Lücke im Bindegewebe, deren Wandzellen sich zu Endothelien differenzieren.

Den Vorgang der Sonderung eines Gefäßes aus dem Mesenchym stellt Fig. 41—43 dar. Es sind Abbildungen des ventralen Teils des annähernd quer getroffenen 1. Kiemenbogens eines Siredon von 21—22 Somiten.

Die Kiemenbogen sind auf diesem Stadium deutlich von zwei Schichten gebildet, von einer inneren mit dichtem Gefüge und einer äußeren mesenchymatösen. Histologisch unterscheidet sich die äußere Schicht von der inneren durch die beträchtliche Kleinheit der Dotterplättchen, die ein Kennzeichen der meisten Mesenchym-

zellen, wie der Wanderzellen ist. Durch diese Kleinheit der Dotterplättchen gewinnen die Zellen der äußeren Schicht eine gewisse oberflächliche Aehnlichkeit mit den Zellen des äußeren Körperepithels, was sogar dazu geführt hat, bei PATT, (1894, 1897) für diese Zellen einen ektoblastischen Ursprung anzunehmen und sie als „Mesektoderm“ der inneren Schicht, dem „Mesentoderm“, gegenüberzustellen. Ich halte diese Annahme für unbegründet; die mesenchymatösen Zellen sind Abkömmlinge des mesoblastischen Kiemenbogens selbst.

In dieser äußeren mesenchymatischen Schicht nun tritt das Kiemengefäß auf, und zwar zunächst nur als eine Lücke innerhalb dieser Zellen, eine Lücke neben anderen und von diesen anderen zunächst in nichts unterschieden. Fig. 41 zeigt dieses Stadium. Welche Lücke zum Gefäß wird, ergibt sich aus dem Vergleich mit Fig. 42, die einen ca. 20 μ weiter kranialwärts geführten Schnitt darstellt. Diejenige Lücke, die der Peripherie näher lag, erscheint hier also ausgeweitet, die dem Körperepithel angelagerte Wand endothelartig abgeplattet. Der gegenüberliegende Wandteil besteht nur in seinem dorsalen Teile aus einer einfachen Reihe gesonderter Zellen. Im ventralen Teil wird diese Wand noch von einem Haufen von Mesenchymzellen gebildet, die sich in nichts von denen der Nachbarschaft unterscheiden. Dies Verhältnis ändert sich weiter kranialwärts; schon auf dem unmittelbar folgenden Schnitt, Fig. 43, hat sich die völlige Sonderung eines allseitig von einschichtiger Zellenlage begrenzten Gefäßes vollzogen.

Dieselben Bilder kehren an allen freien Enden der isoliert, ohne jeden Zusammenhang mit anderen Gefäßstämmen auftretenden Kiemenbogengefäße wieder. Von der Mitte der Kiemenbogen aus schreitet die Differenzierung dorsalwärts und ventralwärts fort; man darf also die dorsalen und ventralen Enden des Gefäßes wohl mit Recht als die jeweiligen Anfangsstadien der Gefäßbildung ansehen. Hier nämlich geht die Gefäßwand immer deutlich in das umgebende Gewebe über, während sie in der Mitte des Kiemenbogens einigermassen von ihm gesondert ist.

Eine wirklich scharfe Grenze besteht aber, wie aus der Entwicklungsgeschichte der Endothelien leicht verständlich ist, zwischen der sich herausdifferenzierenden Endothelwand und dem umgebenden Bindegewebe hier so wenig wie bei irgend einem anderen Gefäß. Das heißt aber nichts anderes, als daß eine Abgrenzung der Gefäße gegen das Körperbindegewebe in der Tat niemals vorhanden ist, denn auch beim erwachsenen Tier ist bekanntlich die

Adventitia gegen das umgebende Bindegewebe nirgends scharf abgegrenzt.

Es beginnen also die Kiemenbogengefäße als Lückenräume im Mesenchym. Diese Lücken scheinen aber an den Enden der Gefäße blind geschlossen zu sein, wenigstens bei *Siredon*, und nicht mit irgend einem Hohlraum des Körpers zu kommunizieren. Das hängt einfach damit zusammen, daß infolge der dichten Zusammendrängung der Mesenchymzellen ein System kommunizierender Lücken an dieser Stelle noch gar nicht existiert.

Das Wachstum aller dieser isoliert entstehenden Gefäße geht in erster Linie durch Anlagerung mesenchymatöser Elemente an die freien Enden, resp. durch Hineinbeziehen weiterer Bindegewebs- teile von eben diesen Enden aus vor sich. Das erweisen jene unmittelbaren Zusammenhänge mit Mesenchym- oder Bindegewebszellen, die an den freien Enden der Gefäße stets am ausgiebigsten und deutlichsten sind; das erweist ferner der Umstand, daß die Wandzellen der Gefäße sich im histologischen Verhalten um so deutlicher den Mesenchymzellen nähern, je näher sie diesen freien Enden liegen, und daß sie schließlich an den Enden selbst von den Mesenchymzellen, mit denen sie zusammenhängen, sich in nichts unterscheiden (vergl. Fig. 31, 32, 34, 52).

Diese Art der Gefäßbildung ist die bei weitem wesentlichste. Mitosen an differenzierten Endothelzellen kommen vor, sind aber selten.

Im Anschluß hieran sei im Wortlaut zitiert, was GOETTE (1875) über die Entstehung der Aortenbogen angibt.

„Im interstitiellen Bildungsgewebe der Kiemenbogen zeigen sich im Anfange der zweiten Larvenperiode längliche Lücken, welche sich von den übrigen, ganz unregelmäßigen Lücken desselben Gewebes bloß dadurch auszeichnen, daß sie mit etwas weiterer Lichtung der Achse jener Bogen folgen. Denn ohne besondere Wandungen zu besitzen, werden sie lediglich von dem lockeren Bildungsgewebe umschlossen, welches aber durch die angesammelte Interstitialflüssigkeit auseinandergedrängt, im unmittelbaren Umfange der kanalförmigen Lücken in einer nahezu cylindrischen Fläche angeordnet ist, indem die Zellen dieser zunächst noch unvollständigen, netzförmigen Grenzschicht entsprechend abgeplattet werden. . . .

Endlich läßt sich an verschiedenen Durchschnitten konstatieren, daß die jeweiligen Enden dieser Gefäßanlagen unmerklich in das übrige Bildungsgewebe auslaufen“ (S. 499).

Meine eigenen Beobachtungen decken sich also mit denen GOETTES durchaus.

Was aber die Annahme GOETTES anlangt, daß das erste Auftreten der Gefäßlücken durch eine Ansammlung der Interstitialflüssigkeit bedingt sei, so sind gegen diese doch manche Bedenken geltend zu machen. Wenn wir die Aortenbogen als Lücken im Mesenchym der Kiemenbogen auftreten sehen, so ist die Arterie eben nur eine Lücke neben anderen, und es ist wohl kein Grund anzugeben, warum die Interstitialflüssigkeit sich nicht in allen Lücken ansammeln und sie zu Gefäßen ausweiten sollte. Und wenn z. B. im Kopfmesenchym inmitten jenes weitmaschigen Zellnetzes eine Strecke weit isoliert ein Gefäß auftritt, wie die Arteria carotis, so kann wieder nicht angegeben werden, wieso der Druck der Interstitialflüssigkeit gerade diese spezielle Bildung bedingen konnte. Wenn durch den Flüssigkeitsdruck bestimmte Lückenräume im Bildungsgewebe zu Gefäßen ausgeweitet werden sollen, so setzt das eben eine Druckdifferenz zwischen Gefäßinhalt und Gefäßumgebung voraus, und für das Zustandekommen einer solchen kann eine befriedigende Erklärung nicht gegeben werden.

Aus den Beobachtungen über die Endothelbildung an Herz und Gefäßen ergibt sich folgendes:

Entstehen Endothelien an Stellen, an denen freier Raum für isolierte Zellen gegeben ist, so lagern sich freie Mesenchymzellen zur Umgrenzung eines Lumens aneinander, das mit dem Lückenraum zwischen den übrigen Mesenchymzellen anfangs kommuniziert (kranialer, paariger Teil der Aorta).

Entstehen Endothelien an Stellen, an denen die Zellen dicht aneinandergedrängt liegen, wie im Mesoblast der Kiemenbogen bei Siredon oder im lateralen Teil des Sklerotoms bei Bufo, so erscheint ihr erstes Auftreten in Gestalt eines Auseinanderweichens der Zellen zur Umgrenzung einer Lücke. Die die Lücke begrenzenden Zellen werden zu Endothelzellen. — Es können auch ursprünglich freie Zellen sich zu kompakten Strängen aneinanderlegen, innerhalb deren sekundär ein Lumen entsteht (Herz von Siredon).

Entstehen Endothelien an Stellen, an denen schon ein ausgebildetes Bindegewebsnetz vorhanden ist, so werden die Lücken dieses Netzes gleichsam als Bahn benutzt, bestimmte Wandstrecken der Lücken endothelartig umgebildet, und die so gebildeten Gefäße stehen mit dem Gesamtsystem dieser Lückenräume des Bindegewebes in offener Kommunikation.

Es ist also der spezielle Bildungsmodus der Endothelien bedingt durch den jeweils an einem bestimmten Orte vorhandenen Differenzierungszustand der Elemente, an die sie in ihrer Entstehung geknüpft sind, nämlich: das Bindegewebe, resp. seine typische Embryonalform, das Mesenchym oder auch Mesenchymbildungsherde, deren Elemente noch nicht frei geworden sind. Die verschiedenen Bildungsmodi lassen sich ungezwungen voneinander ableiten, und da sie alle am gleichen Tier auftreten können, so kann einem bestimmten Bildungsmodus, wo er bei einer Tierform exklusiv auftritt (wie die solide Gefäßanlage der Teleostier) eine prinzipielle, ohne weiteres vergleichend-anatomisch verwertbare Bedeutung nicht zuerkannt werden.

Auf die Frage, welcher Bildungsmodus als der primitive, phylogenetisch älteste zu betrachten sei, soll zum Schluß bei Erörterung der morphologischen Bedeutung des gesamten Gefäßsystems eingegangen werden.

III. Die Entstehung der Blutkörperchen.

Literatur. Auch hinsichtlich der Blutbildung ist die erste eingehende Darstellung die von GOETTE (1875). Nach ihm bilden sich am unteren und seitlichen Umfange der Dotterzellmasse Inseln von Blutzellen, indem einzelne von den großen, peripheren Dotterzellen in Haufen kleiner, runder Zellen zerfallen.

SCHWINK (1891) bestätigt dies für die von ihm untersuchten Formen (*Triton alp.*, *Salam. atra*, *Rana fusca*, *Bufo vulg.*, *Siredon piscif.*) und präzisiert die Lage der Blutinsel genauer. Er findet sie im vorderen Teil der Embryonalanlage paarig, in direktem Anschluß an die Dottervenen; weiter kaudalwärts verschmelzen die beiden Anlagen zu einer einheitlichen medianen Masse. Von vorn herein scheint SCHWINK geneigt, die Entstehung der Blutinseln dem „Dotterentoderm“ zuzuschreiben. Besonders Beobachtungen an *Salamandra atra* aber machen ihn schwankend, und er erklärt zum Schluß, die Frage nach den Ursprung der Blutinseln noch nicht definitiv entscheiden zu können.

BRACHET (1898) gibt über diesen Punkt bei *Triton alpestre* nichts wesentlich Neues, und entscheidet sich für den entoblastischen Ursprung der Blutinseln.

Entoblastische Entstehung der Blutkörperchen fanden ferner:

NUSBAUM (1890) an der Oberfläche und im Innern der Leber bei Anuren;

MAURER (1892) bei Siredon; Bestätigung der SCHWINKSchen Angaben.

Nach MARSHALL (1890) entstehen die Blutkörperchen in situ in allen Teilen des Körpers; oft werden sie durch Teilung von Wandzellen der Gefäße geliefert. Es sind Mesoblastzellen.

Der Vollständigkeit halber erwähne ich JOHNSTON's (1902) Vermutung, daß das Blut sich beim Salamander aus dem ventralen Entoblastkiel zusammen mit dem Herzendothel bilde, und DAVIDOFFS (1884) Angabe der Entstehung der Blutkörper aus Dotterplättchen, die sich zum Kern des Blutkörperchens „kondensieren“. In Bezug auf diese Angabe ist zu erwähnen, daß bei Saffraninfärbung in der Tat bisweilen jene merkwürdigen Farbdifferenzen im Innern der einzelnen Dotterplättchen vorkommen, auf Grund deren DAVIDOFF jene Annahme machte.

Den ersten eigentlichen Fortschritt in der Kenntnis der Blutkörperbildung nach GOETTE bedeutet fraglos BRACHETS Arbeit über *Rana temporaria* (1903b). Hier wird zum ersten Male der entoblastische Ursprung der Blutkörperchen in gut begründeter Weise bestritten und an der Hand einer genauen Darstellung der Differenzierung des Mesoblasts gezeigt, daß eben dieser der Mutterboden der Blutzellen ist. Merkwürdigerweise bleibt auch hier BRACHET mit seiner Behauptung bei den Anuren stehen und findet trotz erneuter Prüfung bei Urodelen die schon vor 4 Jahren konstatierten, so durchaus abweichenden Verhältnisse einer entoblastischen Entstehung an den von SCHWINK bezeichneten Stellen. Doch will BRACHET die Resultate seiner Untersuchungen über die Blutbildung bei Urodelen so wenig als definitive angesehen wissen, wie diejenigen über die Herzentwicklung dieser Amphibiengruppe und hält neue Untersuchungen auf diesem Gebiet für ein Erfordernis.

Von *Bufo* standen mir keine technisch genügenden Präparate für eine Untersuchung der Blutkörperbildung zur Verfügung. Vereinzelte Bilder sprachen durchaus zu Gunsten von BRACHETS Auffassung.

Bei Siredon aber verläuft die Blutbildung genau so, wie sie von BRACHET für *Rana* beschrieben wurde. Die Blutkörper bei Anuren und Urodelen entstehen also in gleicher Weise und zwar aus dem Mesoblast.

Der gebräuchliche Name „Blutinsel“ soll, da dieser Begriff mit einer morphologisch scharf definierten Bildung verbunden ist,

und da neue Namen im allgemeinen eine unnötige Komplikation bedeuten, beibehalten werden. Zutreffend ist er nach dem, was man jetzt über die Blutinsel weiß, nicht. Denn weder zeigt die Blutanlage Inselbildung, noch sind die Blutzellen die einzigen Elemente, die aus der als Blutinsel bezeichneten Embryonalanlage hervorgehen.

Die erste Anlage der Blutinsel bei *Siredon* ist eine Verdickung des freien Randes der Seitenplatten in der Gegend des 4. Somiten, Textfig. 16, und zeigt sich bei einem Embryo von 14—15 Somiten. Sie ist kaudalwärts bis zu der Stelle zu ver-

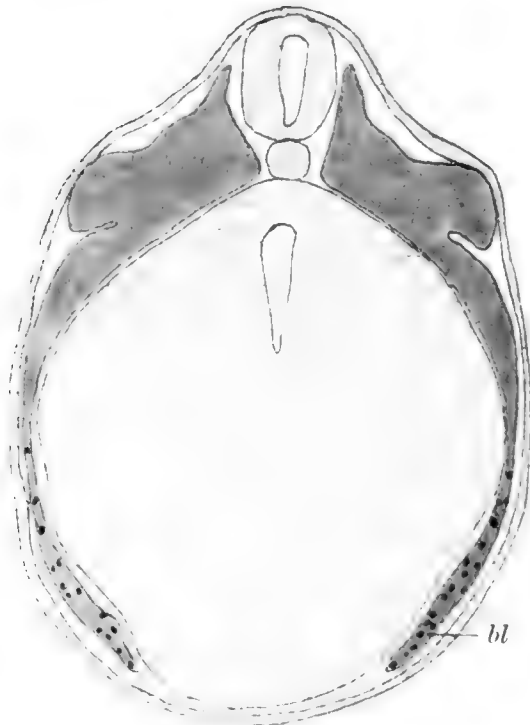


Fig. 16. *Siredon*, 14—15 Somite.
bl Blutinsel. Vergr. 45 : 1.

folgen, die — in diesem Falle nur ca. 90 μ weiter kaudal gelegen — den medianen Zusammenschluß der freien Mesoblastenden zeigt. An dieser Stelle geht die paarige Blutinsel in eine unpaare über, die als eine, gegenüber den lateralen Teilen verdickte, Mesoblastschicht lockeren Gefüges den ventralen Umfang des Dotterdarms umzieht. Diese mittlere Zone, BRACHETS „bande ventrale“, ist bis ans Hinterende der Embryonalanlage verfolgbar.

Dieser ganze, zur Blutbildung in Beziehung stehende Bezirk ist als der hintere Abschnitt der ventro-medialen Mesenchymbildungszone des

Mesoblasts aufzufassen. Innerhalb dieser Zone hat sich also eine Art Arbeitsteilung vollzogen, indem der kraniale Teil nur Endothelien, der kaudale im wesentlichen Blutkörperchen liefert. Diese Beschränkung der Blutbildung auf den hinteren Körperabschnitt scheint aus dem Gesichtspunkte der funktionellen Bedeutung der jungen Blutzellen verständlich: sie werden in der Region der größten Ansammlung von Dotter gebildet, an dessen Resorption sie wohl jedenfalls großen Anteil haben.

Die Gesamtausdehnung der fertig ausgebildeten Blutinsel bei Embryonen von 20 und mehr Somiten erstreckt sich von der Gegend des 1. Somiten bis ans Schwanzende der Anlage. Dabei

ist die individuelle Schwankungsbreite eine sehr große, und die vordere Grenze kann bis in den 3. Somiten verschoben sein. Auch die mediane Vereinigung der paarigen Anlagen ist in ihrer Lage variabel: 7., 8. oder 9. Somit. Im Mittel läßt sich als vordere Grenze Somitgrenze 1—2, als hintere des paarigen Teiles der 8. Somit angeben.

Die Blutinsel eines Embryos mit 18 Somiten zeigt Fig. 51. Die Verdickung am freien Ende des Mesoblasts hat, verglichen mit der auf Textfig. 16 dargestellten, zugenommen, und im Entoblast ist eine Delle bemerkbar, in die sich jene Verdickung einschmiegt. Damit beginnt ein physiologisch wie morphologisch sehr bedeutsamer Vorgang: die Einlagerung der Blutinsel in den Entoblast (Textfig. 17).

Zugleich beginnt sich der laterale Teil des Mesoblasts von der in Bildung begriffenen Blutinsel zu sondern. Dieser Prozeß beginnt am ventralen Rande der Blutinsel und schreitet von hier aus dorsalwärts fort. Schließlich besteht die eigentliche Verbindung zwischen Blutinsel und Seitenplatte nur noch am Dorsalrande der Anlage, die dann wie an einem Stiel an der Seitenplatte hängt. Der laterale Teil, der bald wie die eigentliche Fortsetzung der Seitenplatte erscheint, zieht als dünne Lamelle außen über die Blutinsel hinweg und wächst der ventralen Mittellinie zu.

Fig. 50—47 zeigen in kranio-kaudaler Richtung die Einlagerung der Blutinsel in den Entoblast bei einem Embryo von 21—22 Somiten. Die Grenze gegen den Entoblast ist dabei überall durchaus deutlich zu erkennen; sie ist an gut fixierten Präparaten mit aller Sicherheit bestimmbar.

Schon bei schwacher Vergrößerung heben sich beide Gebilde klar voneinander ab. Der Entoblast ist von dichtem Gefüge; an den Grenzflächen reiht sich Dotterplättchen an Dotterplättchen so dicht und genau, daß fast der Eindruck einer glatten Grenzmembran entsteht. Dagegen zeigt die Blutinsel lockeres Gefüge,

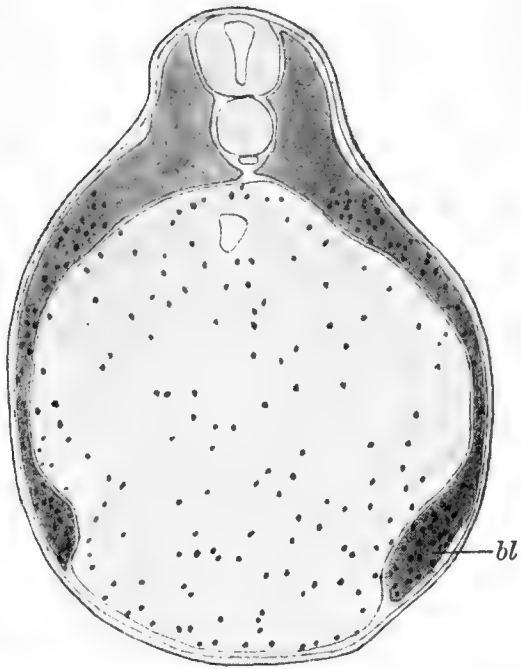


Fig. 17. Siredon, 16—17 Somite.
bl Blutinsel. Vergr. 45 : 1.

erscheint darum auf dem Schnitt ein wenig heller, und an ihrem ganzen Umfange ist sie mit unregelmäßigen Vorsprüngen versehen.

Bei stärkerer Vergrößerung zeigt sich dann, daß das hellere Aussehen der Blutinsel dadurch zu stande kommt, daß die Dotterplättchen minder dicht gelagert, durch eine größere Menge von Plasma voneinander getrennt sind und ferner zeigt es sich, daß die Dotterplättchen der Blutinsel nicht unbeträchtlich kleiner sind, als die des Entoblasts. Dies ist von Wichtigkeit; denn dieser Umstand erlaubt es, auf jedem wirklich tadellosen Schnitt der einzelnen Zelle ihre Zugehörigkeit zum Entoblast oder zum Mesoblast anzusehen und erweist, zusammen mit dem festen Gefüge des Entoblasts und dessen glattwandiger Begrenzung, die Annahme als unhaltbar, daß der Entoblast an der Blutbildung Anteil habe.

Je weiter sich die Blutinsel in die Masse der Dotterzellen gewissermaßen hineinfrißt, desto schwieriger wird natürlich die Abgrenzung der Anlagen gegen einander, besonders da die Einlagerung der Blutinsel auf späteren Stadien so unregelmäßig erfolgt, daß der ventrale und laterale Umfang des Entoblasts schließlich ganz zerklüftet erscheint.

Ein einmal von der Seite her eingedrungener Mesoblastzapfen wächst inmitten des Entoblasts nach den verschiedensten Richtungen hin weiter aus; so kann es kommen, daß das distale Ende eines solchen Zapfens von dem proximalen auf dem Schnitt durch eine Entoblastbrücke getrennt erscheint (Fig. 47). Dann ist also ein Teil der Blutinsel tatsächlich mitten zwischen den Dotterzellen gelegen. Solche Fälle waren auch GOETTE (1875) bekannt, und wurden von ihm als Beweis einer entoblastischen Entstehung des Blutes herangezogen: „Als weiteren Beleg dafür“ — für entoblastische Blutentstehung — „führe ich hier noch an, daß ich an einigen jungen Unkenlarven ganz ansehnliche kugelige Blutinseln mitten im Nahrungsdotter gefunden habe“ (S. 787). Die inmitten der Dotterzellen gelegene Blutinsel ist aber, wie Fig. 47 zeigt, vollkommen deutlich gegen die Umgebung abgegrenzt. In allen solchen Fällen, in denen sich die Blutinsel auf dem Schnitt als „Insel“ zeigt, ist mit aller Sicherheit bei weiterem Verfolgen der Serie ihr Zusammenhang mit solchen Teilen der Blutinsel zu erweisen, die noch mit dem Mesoblast in Verbindung stehen.

Daß bei ungenügender Fixierung diese Abgrenzung der Blutinsel sowohl wie der spezielle zuvor charakterisierte histologische Habitus verwischt wird, versteht sich von selbst. Es ist in solchen

Fällen nur ein durch großen Reichtum an Kernen auffälliger Bezirk inmitten der Dotterzellen kenntlich, indem die Kleinheit der Dotterplättchen beim Fehlen aller Abgrenzungen auch als Folge der intensiven an diesem Ort stattfindenden Teilungen von Entoblastzellen gedeutet werden könnte.

Die technischen Schwierigkeiten der Untersuchung waren vermutlich mit schuld daran, daß die Bildung der Blutinsel so lange dem Entoblast zugeschrieben wurde.

Von Interesse ist mit Bezug auf den Ursprung der Blutinsel folgende Stelle bei SCHWINK (1891). „Nicht allzu selten ist der ganze Komplex von Zellen“ — der Blutinsel — „durch einen leichten Kontur für sich abgeschlossen und dadurch scheinbar dem Dotterentoblast gegenüber abgegrenzt. Wenn dann in solchem Falle die Grenze gegen den Mesoblast einigermaßen undeutlich ist, könnte man leicht glauben, daß an einer bestimmten Stelle des Mesoblasts eine Zellwucherung stattgefunden hat, welche durch ihre Entwicklung in den Dotterentoblast eine grubenförmige Vertiefung zu stande gebracht hat“ (p. 317). Diese Annahme wird nun zwar als irrtümlich zurückgewiesen; noch auf der gleichen Seite heißt es aber: „Die Grenze des Mesoblasts ist besonders undeutlich an der Stelle der Blutinsel.“ Ferner gibt SCHWINK für *Salamandra atra* an, zweimal Teilspindeln im Mesoblast gefunden zu haben, die senkrecht auf der Fläche desselben standen, und beidemal lagen die Spindeln an der Stelle, an der sich die Blutinsel befand.

In allen Figuren, die sich auf die Bildung der Blutinseln beziehen, ist der Zusammenhang der Blutinsel mit der Seitenplatte noch durchaus kenntlich. Auf den Figg. 50—47 zeigt sich dann ferner die allmähliche Sonderung einer feinen lateralen Mesoblastlamelle, die durch ihre platten, auf dem Schnitt schmalen, langgestreckten Kerne gekennzeichnet ist. Reißt der bisweilen nur sehr dünne, dorsale Stiel der Blutinsel, was sehr leicht geschieht, so ist der Zusammenhang der Blutinsel mit ihrem Mutterboden unterbrochen, und dies ist wohl ein weiterer Grund für die abweichende Beurteilung, die die Blutbildung bisher erfahren hat.

Aus Fig. 51 ist ersichtlich, daß die Zellen der Blutinsel ursprünglich denen des übrigen, dorsal von ihr gelegenen Teiles des Mesoblasts vollkommen gleichen. In den Zellen der Blutinsel hebt nun ein außerordentlich rasch fortschreitender Vermehrungsvorgang an. Freie Zellen, die sich mitotisch teilen, pflegen sich abzurunden. In der locker gefügten Blutinsel nun, in der jetzt rasch Teilung

auf Teilung folgt, sind rundliche Formen dauernd und vorherrschend. Der laterale Teil des Mesoblasts aber geht eine Differenzierung in ganz bestimmter Richtung ein, indem er, wie schon gesagt, zu einer dünnen Lamelle wird, die gegen die ventrale Mittellinie zu vorwächst. Dabei strecken sich die Mesoblastzellen stark in die Länge und platten sich ab.

Die Folge dieser verschiedenen Differenzierungsvorgänge im medialen und lateralen Teil des Mesoblasts ist, daß auf weiter vorgeschrittenem Entwicklungsstadium, wie z. B. auf dem in Fig. 47 dargestellten — auf noch älteren Stadien tritt das noch mehr hervor — die Ähnlichkeit der Blutinselzellen mit Darmwandzellen in der Tat bedeutend größer ist, als die mit den Zellen der Seitenplatte.

Dies ist jedenfalls ein weiteres irreführendes Moment in der Untersuchung des Ursprunges des Blutes gewesen. Von Interesse sind in dieser Hinsicht die Arbeiten C. K. HOFFMANN'S. Gerade in diesen wird auf die histologische Uebereinstimmung der Zellen der Blutinseln mit Entoblastzellen so großes Gewicht gelegt, auf den Unterschied gegenüber den langgestreckten, dünnen Zellen des über die Blutinsel hinwegziehenden Mesoblasts so ausdrücklich hingewiesen. Die Zeichnungen von *Acanthias* — HOFFMANN 1893 — zeigen aber in Fig. 2 und 3 ganz deutlich den dorsalen „Stiel“ der Blutinsel: ihre kontinuierliche Verbindung mit der in der Figur als Splanchnopleura bezeichneten Schicht.

Daß es sich übrigens nur um eine oberflächliche Ähnlichkeit zwischen Entoblast- und Blutinselzellen handelt, keineswegs um eine histologische Uebereinstimmung, ist schon hervorgehoben worden und auch wohl aus den Abbildungen (Fig. 47—51) einigermaßen ersichtlich. Es sei ferner nochmals darauf hingewiesen, daß ein Unterschied zwischen Blutinsel- und übrigen Mesoblastzellen anfänglich nicht besteht, sondern erst in späteren Entwicklungsstadien zu stande kommt.

Die Blutinseln liefern, wie schon oft beschrieben wurde, außer den Blutkörperchen das Endothel der in der Darm- und Leberregion zu dieser Zeit entstehenden Gefäße. Von besonderem Interesse ist hier die Bildung von Seitenästen der Dotterdarmvenen, welche letztere stets dorsal zur Blutinsel gelagert sind. Die erwähnten Seitenäste entstehen im Innern der eben angelegten, noch wenig differenzierten Blutinsel, und zwar treten sie zunächst als Lückenräume in der Zellmasse der Blutinsel auf, ebenso wie die Kieme Gefäße im Mesenchym der Kiemenbogen bei *Siredon* oder wie

die Vena jugularis im lateralen Teil des Sklerotoms bei Bufo. Diese Lücke nun steht im Zusammenhang mit einem typisch endothelial begrenzten Gefäß, und wenn man die Lücke in der Richtung gegen dieses Gefäß hin verfolgt, so sieht man zunächst eine Sonderung einer Wandstrecke der Lücke gegen das umgebende Gewebe. Sie ist auf dem Schnitt nur auf der einen Seite des Lumens kenntlich, und die die Wandung bildenden Zellen sind denen des umgebenden Gewebes noch völlig gleich. Auf einem in Bezug auf das Gefäß noch weiter proximalwärts liegenden Schnitt sind die Wandzellen völlig von den übrigen Zellen der Blutinsel gesondert, und es beginnt an ihnen bereits die für die Endothelien charakteristische Abplattung der Zellen. So zeigen sich auf einer Querschnittsserie im Bereich von 3—4 Schnitten alle Uebergänge zwischen indifferenten Blutinselzellen und wohlausgebildeten Endothelien.

Diese so bis ins Detail gehende Uebereinstimmung in der Gefäßbildung in Sklerotom, Kiemenbogen und Blutinsel spricht für die ursprüngliche Gleichheit aller für Blut- und Endothelbildung in Betracht kommenden Elemente und läßt somit die Blutinsel als einen Mesenchymherd erscheinen, dessen anfangs indifferente Elemente mit denen anderer Mesenchymherde übereinstimmen.

Bei Embryonen von 21—22 Somiten sind die Differenzierungsvorgänge in der Blutinsel so weit fortgeschritten, daß ihre Beziehung zum Mutterboden für die weitere Vermehrung der Elemente offenbar bedeutungslos geworden ist und das weitere Wachstum im wesentlichen durch Teilung der Blutinselzellen selbst erfolgt, also kein weiterer Nachschub aus den Seitenplatten mehr erfolgt. Gleichzeitig beginnt an der Stelle des medianen Zusammenschlusses der Blutinseln eine starke Lockerung. Die Zellen rücken auseinander, und dieser Vorgang steht — hierin wird man wohl GOETTE zustimmen dürfen — in Zusammenhang mit dem Auftreten perivisceraler Flüssigkeit, in der die frei werdenden Zellen flottieren.

Das nun folgende Stadium (26 Somite), auf dem die Loslösung und das Freiwerden der Blutinselzellen ihren Höhepunkt erreichen, ist von großem Interesse. Der ganze Darm ist umgeben von einem unregelmäßigen Lakunennetz, das aus den zuführenden Gefäßen der Dotterdarmvenen hervorgegangen ist. Es wird nach innen begrenzt von der Darmwand, nach außen vom visceralen Mesoblast, denen die Endothelzellen, wahrscheinlich in Form eines Netzwerkes, aufgelagert sind. Die Endothelzellen enthalten noch reichlich Dotterplättchen, und ihre großen Körper sind darum

leicht kenntlich. Von diesen Zellkörpern gehen Plasmafortsätze von ganz außerordentlicher Länge und Feinheit ab, die nur da zu unterscheiden sind, wo eine Zelle aus ihrer natürlichen Lage herausgerissen ist. Wo dagegen ein solcher Fortsatz der Darmwand oder dem Mesoblast noch fest anliegt, ist er immer nur auf eine kurze Strecke weit zu verfolgen.

Die von diesen Zellen begrenzten sinusartigen Räume sind untereinander nicht völlig gleich; es läßt sich nämlich noch deutlich unterscheiden, welche Teile derselben den ehemaligen Blutinseln entsprechen. Denn im Kranialteil findet sich links und rechts ventral je ein Sinus, der stark mit Blutinselzellen angefüllt ist, im Kaudalteil ein unpaarer medianer Sinus, der auch eine außerordentlich große Menge von Blutinselzellen umfaßt. Diese sind gegen das Schwanzende zu immer dichter gelagert, um schließlich ganz hinten in eine typische Blutinsel überzugehen. Verbindungen dieser Blutinselsinusse mit den übrigen Darmsinussen kommen vor, aber sie sind spärlich. Daraus erklärt sich die auffallend geringe Anzahl von Blutinselzellen in den dorso-lateralen Sinusräumen.

Von besonderem Interesse ist nun der vordere Teil des unpaaren, medianen Blutinselsinus. Dieser ist nämlich ventralwärts nicht völlig vom Mesoblast der Seitenplatten umschlossen; letzterer hört links und rechts mit freien Enden auf. Da sich nun aber diese freien Enden dem Körperepithel nicht dicht anschmiegen, sondern etwas freier Raum zwischen ihnen und demselben bleibt, so zieht die endotheliale Auskleidung des Sinus hier frei von einem ventralen Mesoblastende zum anderen, ohne einer anderen Zellschicht aufgelagert zu sein. Und an dieser Stelle ist nun bei der Untersuchung mit starker Vergrößerung zu erkennen, was sich bei der Feinheit der Endothelfortsätze sonst nirgendwo mit Sicherheit feststellen läßt, daß nämlich das Sinussystem — es handelt sich durchaus um einen Darmblutsinus im Sinne LANGS — nicht eine vollständige Endothelauskleidung besitzt, daß jene Endothelzellen also noch keinen allseitig geschlossenen Hohlraum umfassen. Nur bisweilen, oft nur streckenweise kenntlich, umziehen die Fortsätze der Wandzellen die ventrale Grenze des Sinus, an anderen, technisch ganz einwandfreien Schnitten fehlen sie. Die Wandzellen stehen also durch ihre langen feinen Fortsätze miteinander in Verbindung, zwischen den Fortsätzen aber bleiben Lücken frei. Es handelt sich also um ein Netzwerk, ein „Pseudoendothel“, wie es SCHNEIDER (1902) für *Eisenia*, GUNGL (1904) für *Lumbriciden*, FERNANDEZ (1904) für *Tunicaten* beschrieben haben.

Für diese Deutung der beschriebenen Bilder, der natürlich bei der Feinheit und schwachen Färbbarkeit der Zellfortsätze gewisse Bedenken entgegenstehen, spricht vor allem das ziemlich häufige Vorkommen von Blutinselzellen außerhalb des Sinus, zwischen Mesoblast und Körperepithel.

Auf diesem Stadium (26 Somite) sind die Sinusse sehr weit und ein Teil der Blutinselzellen schon völlig frei. Auf ein solches Stadium sind wohl die eigentümlichen Verhältnisse zurückzuführen, die SCHWALBE (1896) bei einer Mißbildung von *Salamandra atra* beschrieben hat. Der eigentümliche, auf Fig. 1 der SCHWALBESchen Arbeit abgebildete ventrale Anhang des Embryos enthält den stark erweiterten Darmblutsinus, der eben wegen seiner abnormen Erweiterung auch auf so weit fortgeschrittenem Stadium noch nicht endothelial eingescheidet werden konnte.

Die pseudoendotheliale Beschaffenheit der Sinuswandungen bleibt offenbar lange Zeit hindurch bestehen, denn bei Embryonen von 7 mm Länge kann man noch Zellen erkennen, die der Sinuswand angelagert sind, bereits Fortsätze besitzen, aber noch kaum eine endotheliale Abplattung ihres Körpers zeigen, die sich also offenbar erst vor kurzem aus freien Blutinselzellen zu Wandzellen differenzierten. Es folgt hieraus, daß es nicht richtig ist, zu sagen, daß sich die oberflächlichen Zellen der Blutinsel zu Endothelien, die tieferen zu Blutkörperchen differenzieren. Die jungen Blutinselzellen sind nicht in eine Endothelkapsel eingeschlossen, die sich dann später erweitert und an andere Endothelien Anschluß findet, sondern die frei werdenden Blutinselzellen gelangen in den Darmsinus, der eine nur unvollständige, pseudoendotheliale Auskleidung besitzt. Und die frei gewordenen, in der periintestinalen Flüssigkeit des Sinus flottierenden Zellen sind noch nicht Blutzellen, sondern indifferente Elemente, die sowohl zu Blutzellen als zu Endothelien werden können, weshalb sie bisher mit dem indifferenten Namen „Blutinselzellen“ belegt wurden.

Histologisch stimmen also Blutzellen und Wandungszellen ursprünglich miteinander überein. Und die höher differenzierte Wandungszelle mit ihren Fortsätzen und ihrem schließlich so stark abgeplatteten Körper ist ebenso wie die differenzierte Blutzelle vergleichend-histologisch durch viele Uebergänge mit der indifferenten Blutinselzelle verbunden.

Das Freiwerden von Elementen der Blutinsel beginnt nun nicht erst zu der Zeit, in der sich die beschriebene Lockerung in der Blutinsel zeigt. Diese ist nur das Anzeichen des Freiwerdens

der Hauptmasse der Blutinselzellen. Aber einzelne Zellen wandern aus dem Gebiet der Blutinsel während der ganzen Zeit ihres Wachstums und ihrer Differenzierung aus, ja noch bevor eine deutliche Differenzierung des Mesoblasts in der Gegend der späteren Blutinsel begonnen hat, ist besonders im hinteren unpaaren Teil das Austreten einzelner Zellen zu beobachten. Diese Zellen fallen unter die Kategorie der Wanderzellen und gehen mit in den Bestand des embryonalen Bindegewebes ein.

Bei Embryonen von 31—32 Somiten sind sämtliche Elemente der Blutinsel frei geworden. Ein geschlossenes Endothelsystem existiert aber weder jetzt noch auf den nun folgenden Stadien, und zwar gilt das nicht nur für die Begrenzung der Darmsinusse, sondern auch für die anderen Endothelien des Körpers. Bei einem Embryo von 7 mm Länge kann man sogar die jetzt schon spezieller differenzierten Blutkörperchen noch außerhalb der Gefäßbahn, frei im Bindegewebe finden (Fig. 44).

Der Schnitt dieser Figur geht durch die Basis einer Kieme; er trifft zwei deutlich ausgebildete Kiemengefäße, deren Wandungszellen die Bindegewebsnatur übrigens noch recht deutlich zeigen. Außerhalb dieser Gefäße, inmitten des Netzwerkes der embryonalen Bindegewebszellen liegen 2 Blutkörperchen, die an diesen Ort natürlich nur gelangt sein können, wenn das Endothelsystem mit den Lücken des Bindegewebsnetzes in offener Kommunikation stand.

Gleiche Beobachtungen über frei im Bindegewebe liegende Blutzellen liegen auch von GOETTE (1875) vor und sind in seinen Figg. 181, 197, 211, 364 dargestellt.

Wie GOETTE diesen Befund auffaßt, erweist folgende Stelle des Textes: „Von dem Zeitpunkt an, wann die Aorta entstanden ist erscheint eine Anzahl beinahe kreisrunder Zellen in jenem Gewebe“ — interstitielles Bildungsgewebe — „wie sie nur noch im Herzen und den eben angelegten Gefäßen, namentlich der weiten Aorta als Blutzellen vorkommen. Wenn man erst erkannt hat, daß diese Gefäße während längerer Zeit eine netzförmig durchbrochene Wand besitzen und anfangs in die Zwischenräume des Bildungsgewebes offen auslaufen, so wird man über den Ursprung der in dem letzteren neu auftretenden runden Zellen nicht zweifelhaft sein: es sind die durch den Herzstoß aus der Aorta und den übrigen primitiven Gefäßen hinausgetriebenen embryonalen Blutzellen oder Dotterbildungszellen.“

GOETTE ist nun der Meinung, daß diese „Blutzellen“ oder „Dotterbildungszellen“, dieselben, die in vorliegender Arbeit als

Blutinseln bezeichnet wurden, sich den Zellen des vom „interstitiellen Bildungsgewebe“ gebildeten Netzwerkes anlegen, Fortsätze bilden und schließlich selbst zu Bestandteilen des Netzwerkes werden.

Für die eigentlichen Blutinselnzellen, die als durchaus indifferente Elemente charakterisiert wurden, ist diese Beobachtung wohl zutreffend. Meine eigenen Untersuchungen über die Bildung der Auskleidung des Darmsinus stimmen mit ihr überein. Daß aber typische Blutzellen oder auch nur so hoch spezialisierte Formen, wie die auf Fig. 44 dargestellten, noch zu Bindegewebszellen werden könnten, ist wohl kaum anzunehmen; ich habe auch keine Bilder gefunden, die eine solche Ansicht begünstigen könnten. Es handelt sich auch offenbar um höher differenzierte Formen, als die sind, von denen GOETTE spricht; denn neben Dotterplättchen verschiedener Größe enthält ihr Plasma noch eine große Menge granulöser Einschlüsse, vielleicht fein verteiltes Dottermaterial, wovon die Blutzellen GOETTES in den zitierten Abbildungen nichts erkennen lassen, und wodurch die in Fig. 44 von mir abgebildeten Blutzellen sich von den Zellen des Bindegewebsnetzes deutlich unterscheiden. Die in der Figur abgebildeten Blutzellen sind durch den Besitz von Doppelkernen ausgezeichnet. In Größe und histologischem Bau durchaus übereinstimmende Zellen finden sich auch im Herzen desselben Tieres in ziemlich großer Zahl.

Die meisten innerhalb des Gefäßsystems zirkulierenden Elemente tragen aber auch jetzt noch den Charakter indifferenter Blutinselnzellen, und solche Zellen sind von den embryonalen Bindegewebszellen nur durch ihre abgerundete Form unterschieden.

Aus diesem Grunde nun ist die Frage, ob die Blutinseln den einzigen Ort der Entwicklung des Blutes bilden, so schwer zu entscheiden. Man findet, besonders in der Gegend des Sklerotoms, auf frühen Stadien häufig abgerundete Zellen, die den Blutinselnzellen durchaus gleichen. Das heißt aber, da die Blutinselnzellen mit den Mesenchymzellen histologisch sonst ja durchaus übereinstimmen, nur, daß den erwähnten Zellen die Fortsätze fehlen.

Nun stehen aber auf frühen Stadien fast alle diese runden, innerhalb des Mesenchyms gelegenen Zellen in Mitose. Andererseits kommen an jungen fortsatztragenden Mesenchymzellen Mitosen offenbar sehr selten, vielleicht überhaupt nicht vor; und so erscheint die ja ohnedies naheliegende Annahme berechtigt, daß junge Bindegewebszellen, die sich teilen, die Fortsätze einziehen.

Wäre dies in der Tat der Fall, so könnte man natürlich einer runden Zelle nicht ansehen, ob sie eine embryonale Bindegewebszelle vor oder nach der Mitose oder ob sie eine werdende Blutzelle ist. So setzen sich dem Nachweis einer diffusen Blutbildung, die ja durchaus nicht unwahrscheinlich wäre, zur Zeit wohl noch unüberwindliche Hindernisse in den Weg. Am ehesten könnte hier vielleicht noch eine Untersuchung über den Ursprung der Blutzellen des Vornierenglomerulus zum Ziele führen, die ja im Innern des Glomerulus vorhanden sein sollen, noch ehe eine Verbindung mit der Aorta besteht.

Aber auch ohne daß der Nachweis einer diffusen Blutbildung geliefert wird, geht die Mesenchymnatur der Blutzellen aus ihrer Entwicklung wohl klar hervor.

ZIEGLER (1902) hat sie „schwimmende Mesenchymzellen“ genannt und damit trefflich die Stellung charakterisiert, die ihnen auf Grund ihrer ontogenetischen und wahrscheinlich auch phylogenetischen Entstehung zukommt.

Eine weitere Frage von Interesse ist die, was aus den schon spezieller differenzierten, bereits typisch ausgebildeten Blutzellen wird, die man frei im Bindegewebe findet. Werden sie später in die Endothelbahn mitaufgenommen, und sollten sich vielleicht gerade die Strecken des Bindegewebsnetzes zu Endothelien differenzieren, in denen Blutkörperchen liegen? Für diese Annahme habe ich keine Anhaltspunkte finden können und halte es für wahrscheinlicher, daß die Blutzellen, zunächst ohne sich wesentlich weiter zu differenzieren, außerhalb des Endothelsystems verbleiben und im Bindegewebe eingeschlossen werden.

Zu Gunsten dieser Annahme sprechen einige sehr interessante Beobachtungen SAXERS (1896) an Säugerembryonen. Hier heißt es: die „gemeinsame Stammform der roten und farblosen Blutzellen sind selbständige, lokomotionsfähige, bereits sehr frühzeitig in den Organen des Embryos auftretende Elemente“ (p. 520). Es sind „primäre Wanderzellen“, und sie gehen nach SAXER wahrscheinlich ursprünglich aus einer gemeinsamen Blut- und Gefäßanlage hervor. „Besonders zahlreiche Wanderzellen sammeln sich in den sogenannten ‚blutbereitenden Organen‘ des Embryos an, zu denen in erster Linie die Nabelblase und die Leber gehören.“ Ueber die Nabelblase heißt es dann: „Man findet nämlich, daß eine Proliferation und Differenzierung freier, in dem Mesenchym der übrigen mesodermalen Elemente gelegenen Zellen stattfindet, also eine Bildung von Blutzellenherden oder -inseln außer-

halb der Gefäßbahn. Die Wandung bildet sich erst sekundär, und sekundär tritt die Verbindung mit dem Gefäßsystem ein“ (p. 465).

Aehnliche „Brutstätten roter Blutkörperchen“ konnte SAXER im subkutanen und tieferen Bindegewebe, unter dem Endothel des Herzens und in den Lymphdrüsenanlagen nachweisen und ist der Meinung, daß derselbe Prozeß der Blutbildung während der ganzen späteren Entwicklung im Knochenmark stattzufinden scheine.

Schließlich sagt SAXER über die Bildung der Lymphdrüsen: „Es bleibt in der Tat nur die Annahme übrig, daß die Leukocyten an Ort und Stelle, sei es in den Drüsenanlagen oder an beliebigen anderen Stellen des embryonalen Bindegewebes entstehen. Die Mutterzellen aber, um solche kann es sich nach der allgemein geltenden Anschauung nur handeln, müssen undifferenzierte Elemente der Blut- und Gefäßanlagen sein“ (p. 141).

Hiernach scheint die Annahme eine gewisse Berechtigung zu haben, daß jene „Mutterzellen“ noch wenig differenzierte Blutzellen sind, die aus der Zeit eines noch teilweise lakunären Blutgefäßsystems im Bindegewebe zurückgeblieben sind.

„Primäre Wanderzellen“, die, wenn ich SAXER recht verstehe, mit jenen Mutterzellen identisch sind, finden sich nach ihm überall im Bindegewebe, was mit der hier gemachten Annahme in voller Uebereinstimmung stände.

Diese Ansicht ist hier natürlich nur vermutungsweise aufgestellt und bedarf noch einer näheren Begründung.

Auf die Auffassung der Gefäß- und Blutbildung als einer Mesenchymbildung muß noch besonders eingegangen werden, vor allem darum, weil BRACHET (1903b), obgleich die tatsächlichen Befunde über die Endocard- und Blutbildung bei Anuren im wesentlichen mit den hier vorgetragenen übereinstimmen, die Mesenchymnatur dieser Bildungen mit Entschiedenheit in Abrede stellt.

Nach BRACHET sind Gefäßanlagen und Mesenchym ganz verschiedene, voneinander zu trennende Bildungen. Die Zellen, die Gefäßendothelien und Blut liefern, sind in ganz bestimmten Bezirken des Mesoblasts lokalisiert; sie treten nicht vereinzelt an verschiedenen Stellen aus, wie die Mesenchymzellen. Sie entstehen auch zeitlich vor diesen. Endothelien und Blutkörperchen sind schon klar differenziert und leicht kenntlich, bevor eine Mesenchymbildung aus Sklerotom, Somato- und Splanchnopleura begonnen hat. Das Blutgefäßsystem stellt gewissermaßen ein System

für sich dar, und wahrscheinlich entstehen aus den einmal vorhandenen Gefäßanlagen die weiteren Teile des Gefäßsystems durch Wachstum eben dieser Anlagen, ohne Dazwischenkunft von Mesenchymzellen. Zu dieser Ansicht wurde BRACHET und mit ihm SWAEN (1900) durch das Studium der Teleostierentwicklung geführt. Beide Autoren messen ihr jedoch allgemeinere theoretische Bedeutung bei.

BRACHET (1903b) findet seine Ansicht durch seine Untersuchung an Amphibien bestätigt. „Dans les deux cas“ (Teleostier und Anuren) „les épanches vasculaires ne sont donc pas formées par des cellules qui se détachent du mésoblaste par ci par là, sans ordre apparent; elles ne sont pas des cellules mésoblastiques quelconques, comme celles qui forment le mésenchyme somatopleural ou splanchnopleural. En d'autres termes, il semble bien qu'il existe, chez les Téléostéens et chez la grenouille, dans l'ensemble du mésoblaste, une partie vasculaire-sanguine, tout aussi nette, tout aussi délimitée, à tendance aussi spécifiquement caractérisée qu'il y existe une portion nephrogène, génitale, sclérotomiale“ (p. 693, 694).

Der Bezirk, auf den die gefäßbildenden Zellen bei den Anuren lokalisiert sind, ist der medioventrale Mesoblastbezirk. Von ihm aus wandern Zellen dorsalwärts und bilden wahrscheinlich Aorten und Cardinalvenen, von ihm stammen wahrscheinlich auch alle anderen Gefäßzellen ab.

So weit BRACHET. Ich glaube, gezeigt zu haben, daß die Bildung der Gefäßzellen nicht auf jenen medio-ventralen Mesoblastbezirk beschränkt ist. Es existiert einmal noch ein zweiter lokalisierter Bildungsherd, nämlich im Sklerotom, dann aber noch eine Endothelbildung aus diffus austretenden freien Wanderzellen und im Bindegewebe. Es ist ferner das Sklerotom nicht nur eine bevorzugte Stelle der Gefäßzellbildung, sondern zugleich eine solche der Mesenchymbildung überhaupt. Das Gleiche gilt von dem ventralen Mesoblastbezirk; der Kranialteil dieses Bezirkes, der, wie für Bufo gezeigt wurde, gegen den Gefäßzellen liefernden Teil in keiner Weise abgrenzbar ist, ist eine Hauptstätte der Mesenchymbildung.

Fällt somit die örtliche Sonderung der Gefäßzellen vom übrigen Mesenchymgewebe fort, so ist dies nicht minder deutlich auch mit der zeitlichen der Fall. Das Herzendothel allerdings entsteht, ehe andere Mesenchymzellen in dieser Gegend auftreten, wenngleich in anderen Regionen, so im vordersten Kopfteil, schon reichlich

Mesenchym vorhanden ist. Anders dagegen die Aorta. Sklerotomzellen wandern einerseits medianwärts und legen sich zur Bildung der Aorten aneinander; sie dringen andererseits zur Seite der Chorda und des Medullarrohres dorsalwärts vor und liefern die axiale Stütz- und Binde substanz. Diese beiden Bildungsprozesse gehen nebeneinander her, und die ganze Region in der Umgebung der Chorda und des Medullarrohres ist unter dem 2. Somiten sogar schon ausgefüllt mit Mesenchymzellen, bevor die Bildung der Aorten begonnen hat.

In Bezug auf die Bildung anderer Gefäße konnte gezeigt werden, daß sie in loco entstehen, im Mesenchym resp. Bindegewebe, daß die Gefäße der ersten Stadien isoliert auftreten und sich erst sekundär miteinander in Verbindung setzen. Also handelt es sich nicht um eine vom übrigen Mesenchym zu trennende Anlage, die, einmal gebildet, nun auf eigene Kosten ins Mesenchym hinein weiterwächst.

Auf RABLS Behauptung, daß Endothel nur aus Endothel resp. Epithel hervorgehen könne, nochmals zurückzukommen, ist nach dem Vorausgegangenen wohl überflüssig. Es sei hier nur noch in Kürze auf die Arbeit von MAURER (1892) hingewiesen, der auch die Ansicht vertritt, daß das Bindegewebe einerseits, die Elemente des Gefäßsystems andererseits streng voneinander zu trennende Bildungen seien. In der erwähnten Arbeit wird die mesoblastische, speziell mesenchymatöse, Entstehung des Bindegewebes bei *Siredon* dargetan. Bezüglich der Blutanlagen beruft sich der Verfasser auf SCHWINK, dessen Angaben er ganz allgemein bestätigt. Aus der so erwiesenen örtlichen Trennung von Blut und Bindegewebe schließt MAURER auf die prinzipielle Verschiedenheit beider Bildungen.

Mit dem Nachweis des Austrittes indifferenter Wanderzellen aus der später zur Blutinsel werdenden Mesoblastregion wie aus der Blutinsel selbst während aller Stadien ihrer Entwicklung, und mit dem Nachweis, daß auch die Elemente der völlig ausgebildeten und in Auflösung begriffenen Blutinsel durchaus indifferente Zellen sind, die sowohl zu Blutzellen als zu Endothelien werden können, wird, nachdem die Beziehungen der Endothelien zum Bindegewebe einmal klargelegt sind, jener von MAURER vertretenen Ansicht wohl der Boden entzogen.

Dem Vergleich der Entwicklung des Gefäßsystems der Amphibien mit der anderer Vertebraten stehen nun keine Schwierigkeiten mehr im Wege.

Es soll hier keine umfassende Uebersicht der so außerordentlich ausgedehnten Literatur über die Entwicklung des Vertebratenendothels und -blutes gegeben werden.

Ich möchte nur auf die Feststellungen über Selachier und Teleostier hinweisen, wie wir sie den Arbeiten von MAYER (1887, 1894), ZIEGLER (1887, 1892), RAFFAELE (1892), SWAEN und BRACHET (1900) und SOBOTTA (1902) verdanken, die man wohl, ohne sich einer Voreingenommenheit schuldig zu machen, als die bestfundierten ansehen darf.

Wenn man diese im wesentlichen übereinstimmenden Resultate mit den Feststellungen BRACHETS (1903b) über *Rana temporaria* und den Beobachtungen, die in vorliegender Arbeit niedergelegt sind, zusammenhält, dürfte es wohl berechtigt sein, zu sagen, daß bei Anamniern das Herzendothel ventro-median aus freien, einzeln austretenden Zellen mesoblastischer Herkunft entsteht, und daß auch die Blutkörperchen Abkömmlinge des Mesoblasts sind und sich, ausgenommen bei Teleostiern, am freien ventralen Rande des Mesoblasts anlegen.

Daß sich die Gefäß- und Blutbildung bei Amnioten, wenn es auch an widersprechenden Angaben in der Literatur nicht fehlt, in diesen einheitlichen Typus einreihen läßt, dürfte wohl die herrschende Meinung sein.

Die einzige beträchtliche Schwierigkeit für die Annahme einer allgemeinen Uebereinstimmung bieten immer noch die Petromyzonten, bei denen nach GOETTE (1890) das Endocard aus einem soliden Entoblastkiel entsteht. Es ist dies, wie schon früher gesagt, offenbar dasselbe Gebilde, das auch bei den Untersuchungen über die Amphibien eine so große Rolle gespielt hat und so oft mit der Herzanlage in Verbindung gebracht wurde. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die gleiche Verwechslung auch für Petromyzon vorliegt. Doch sind die Arbeiten von SHIPLEY (1887) und OWSJANNIKOW (1891), die im Gegensatz zu GOETTE eine Entstehung des Endocards aus den Seitenplatten befürworten, wohl nicht als vollgültig beweisend der GOETTESchen Darlegung gegenüberzustellen, und HATTA (1898), der auch für eine mesoblastische Endocardentstehung bei Petromyzonten eintritt, hält sie nur für wahrscheinlich, stellt sie keineswegs als sicher hin. So muß also die Frage nach der Endocardbildung der Petromyzonten noch als eine offene und neue Untersuchungen über diesen Gegenstand als ein Erfordernis angesehen werden.

Auch die Blutbildung der Petromyzonten ist nach GOETTE entoblastisch.

Die bereits erwähnte auf *Ceratodus* bezügliche Angabe von KELLICOTT (1905) über die Ablösung der Endocardzellen vom Hinterrande der Thyreoidanlage und von dem kaudalwärts anschließenden Teil der Darmwand kann wohl kaum als beweisend erachtet werden. Weder die stark schematisierten Abbildungen, noch die kurze Beschreibung im Text dürften die Frage nach der Herkunft der Endocardzellen endgültig erledigen. Um so weniger, als der Autor selbst der Beschreibung hinzufügt: „None of the stages examined is quite early enough, to show the process actually in progress.“

Die für alle Gruppen der Vertebraten hie und da aufgestellte Behauptung einer entoblastischen Entstehung von Endocard und Blut, die jedenfalls durch die überall vorhandenen engen Beziehungen ihrer ersten Anlagen zum Darmkanal bedingt ist, hat sich bei den Formen mit holoblastischer Entwicklung am zähesten erhalten, wahrscheinlich darum, weil sich bei größerer polarer Differenzierung wohl klarere Bilder ergeben.

Es steht nun aber wohl doch zu vermuten, daß der Bildungsmodus des Gefäßsystems bei allen Vertebraten ein einheitlicher ist.

Ob nun entoblastischer oder mesoblastischer Ursprung der Endothelien angenommen wird, darin stimmen jedenfalls weitaus die meisten Untersucher überein, daß die Endothelbildung aus freien, isoliert oder in Ketten austretenden Zellen erfolge, also aus Mesenchym im Sinne HERTWIGS (1881). (Mesenchym nach ZIEGLERS Definition ist bekanntlich auf den Mesoblast als Ursprungsort beschränkt, also nur sekundäres Mesenchym nach MEYER [1901].)

Es entsteht nun die Frage: Welches ist die morphologische Bedeutung des Mesenchyms?

Ich bin der Meinung, daß es eine allgemeine morphologische Bedeutung des Mesenchyms nicht gibt, daß das Mesenchym eines Tieres Organanlagen enthalten kann, die bei einem anderen Tier einen anderen, nicht mesenchymatösen Ursprung haben. Mesenchym stellt nur eine besondere Form dar, in der embryonale Organe angelegt werden, eine Form, die allerdings für gewisse Gewebe typisch sein kann, in deren Beziehungen zu diesen Geweben bei den verschiedenen Tiergruppen aber nichts Zwingendes, Unbedingtes zu liegen braucht. Diese Ansicht näher zu begründen, gehört um so weniger an diesen Ort, als sie keineswegs neu ist.

Somit kann die mesenchymatöse Entstehung eines Organs nur mit großer Vorsicht für die Beurteilung der Phylogenie verwertet werden. Das gilt aber schließlich für jede derartige Verwertung ontogenetischer Befunde. Das erste Wort bei Spekulationen über stammesgeschichtliche Zusammenhänge wird stets der vergleichenden Anatomie zukommen.

Die enge Beziehung zwischen Blutgefäßsystem und Bindegewebe, vor allem die spezielle Art dieser Beziehung, scheint mir nun diejenige vergleichend-anatomisch begründbare Ansicht zu bestätigen, die das Gefäßsystem auf ein Lückensystem im Bindegewebe, auf ein Schizocöl zurückführt.

Diese von einer Reihe von Autoren vertretene Ansicht ist bei HERTWIG (1881) bereits in der Grundidee vorhanden, von ZIEGLER (1888, 1890, 1892) weiter ausgeführt worden, und neuerdings wurde von FERNANDEZ (1904) der Versuch gemacht, sie durch ein reicheres vergleichend-anatomisches Tatsachenmaterial zu stützen.

Soweit es sich speziell um die Vertebraten handelt, ist auch GOETTE (1875) zu den Vertretern dieser Anschauung zu zählen: „Wir dürfen daher in jenem bloßen Interstitialsystem“ — gemeint ist das Lakunensystem im „Bildungsgewebe“ — „den tatsächlichen phylogenetischen Ausgangspunkt des höchst entwickelten Kreislaufs anerkennen“ (p. 782).

Bei den Untersuchungen von FERNANDEZ über die mikroskopische Anatomie des Gefäßsystems der Tunicaten ergab sich die wichtige Tatsache, daß die innerste Auskleidung des Herzens hier von einer Bindegewebsschicht geliefert wird, die in ihren einzelnen Teilen alle Uebergänge zwischen fibrillärem Bindegewebe, „Pseudoendothelien“, echten Endothelien und kernlosen Membranen aufweist. Diese Bindegewebsschicht geht in das Körperbindegewebe, das das lakunäre periphere Gefäßsystem enthält, kontinuierlich über.

Diese Tatsachen nun und ihr Vergleich mit den über den histologischen Bau anderer Metazoen bekannten, auf den hier näher einzugehen nicht der Ort ist, führt FERNANDEZ zu der Ansicht, daß das Gefäßsystem im Bindegewebe (Parenchym) entstanden und seine Wandung nichts als Bindegewebe sei, das unter dem funktionellen Reiz des Zirkulationsvorganges je nach dessen spezieller Eigentümlichkeit modifiziert wurde zu dickeren oder dünneren Schichten, kernlosen Membranen, Endothelien — bei den Vertebraten zu einem wahrscheinlich allseitig geschlossenen Endothel.

Der so entstandene Teil des Gefäßsystems wird als der primäre,

leitende bezeichnet. Er besaß ursprünglich eine im Dienste der Propulsation stehende Muskulatur, die ebenso wie das Endothel selbst mesenchymatösen Ursprunges war. Typus: Nemertinen.

Dieses Nemertinengefäßsystem kann man wohl ohne Schwierigkeit auf ein von perivisceraler Flüssigkeit erfülltes Parenchymgewebe, wie das der rhabdocölen Turbellarien zurückführen. Daß eine geregelte Zirkulation hier noch nicht existiert, ist für die Vergleichung wohl kaum ein Hindernis. Denn man muß für das Gefäßsystem doch ohnedies einen Zustand als Ausgangspunkt nehmen, in dem sein Inhalt noch nicht durch die Kontraktion einer eigenen Wandung, sondern durch die Bewegung benachbarter Organe in einen gewissen, anfangs noch unvollkommenen Umlauf versetzt wurde. Es tritt diese Art der Zirkulation ja auch stellvertretend bei höheren Formen wieder auf, so z. B. bei manchen Copepoden, deren rein lakunäres Gefäßsystem darum doch nicht minder ein Gefäßsystem ist, dem anderer Crustaceen homolog. Nach GRAFF (1882) kommen bei den Rhabdocölen durch Bewegungen des gesamten Körpers Strömungen in der Periintestinalflüssigkeit zu stande, die die freien Bindegewebszellen mit sich reißen.

Auf diese freien Bindegewebszellen wären die Blutkörperchen der höheren Tiere zurückzuführen, das Blutserum auf die Periintestinalflüssigkeit.

Dem primären Gefäßsystem vom Nemertinentypus wird nun nach FERNANDEZ bei den Cölomaten in den zentralen Teilen ein sekundäres System in Gestalt der mit kontraktilen Elementen versehenen Cölomwand aufgelagert, das nun die Funktion der Propulsation im wesentlichen übernimmt und damit zur mehr oder weniger ausgiebigen Reduktion des einer seiner ursprünglichen Funktionen enthobenen primären Systems führt.

Letzteres ist bei Vertebraten 1) durch das gesamte periphere Gefäßsystem, 2) durch die Intima des Herzens repräsentiert. Myo- und Epicard stellen das sekundäre, von der Cölomwand gelieferte System dar.

Vieles in meinen Untersuchungen scheint mir für diese Ansicht zu sprechen. So die enge Beziehung zwischen Bindegewebe, Endothelien und Blut, die sich in der Ontogenie dieser Organe ausprägt, vor allem aber die spezielle Art dieser Beziehung.

Der ontogenetische Zusammenhang zwischen den Binde-substanzen und den Bestandteilen des Gefäßsystems ist eine auffallend deutliche Erscheinung und hat darum schon früh ganz besonderes

Interesse auf sich gelenkt. Verdankte doch die Aufstellung eines besonderen Blut-Bindesubstanzkeimes der Vertebraten: HIS (1868), WALDEYER (1883), RAUBER (1883), die lange Zeit hindurch eine herrschende Vorstellung war, diesem Zusammenhang ihre Entstehung. KÖLLIKER (1884) war der erste, der die Annahme eines solchen Keimes in klarer und bestimmter Weise zurückwies. Die enge Beziehung zwischen Bindesubstanz und Gefäßen erkennt aber auch er an. Bindegewebszellen spielen nach ihm bei der Gefäßbildung zweifellos eine Rolle. Diese Anteilnahme des Bindegewebes an der Gefäßbildung hat auch GOETTE (1875) mit aller Entschiedenheit behauptet.

Auch in neuerer Zeit ist die Beziehung zwischen Bindegewebe und Gefäßsystem immer wieder erkannt worden und, wie bereits erwähnt, theoretisch schon in ähnlichem Sinne verwertet worden, wie bei FERNANDEZ, so z. B. bei HERTWIG und ZIEGLER.

Was speziell ZIEGLERS Ansicht betrifft, so muß erwähnt werden, daß er zwar eine Ableitbarkeit des Gefäßsystems aus dem Schizocöl annimmt, dagegen glaubt, daß bei Vertebraten nur das Lymphgefäßsystem den Zusammenhang mit dem Lückenraum des Körperbindegewebes gewahrt hat, während das Blutgefäßsystem, aus ursprünglich gleicher Anlage von ihm gesondert, gegen das Schizocöl zu, auch während der Entwicklung, völlig abgeschlossen ist. In dieser strengen Fassung scheint mir der Unterschied zwischen Blut- und Lymphgefäßsystem nicht aufrecht zu erhalten, und den ZIEGLERSchen Satz, daß die Blutkörperchen im Innern der Gefäße entstehen, fand ich nicht bestätigt.

Die Beziehungen der Endothelien zum Bindegewebe, wie sie sich bei Amphibien finden, zeigen drei charakteristische Modifikationen:

1) Die Gefäße entstehen später als das Bindegewebe; sie sind anfangs nichts als Lückenräume im Bindegewebe, das sich in ihrer Umgebung zum Endothel differenziert. Arteria hyomandibularis und Arteria carotis bei Bufo.

2) Die Gefäße entstehen aus Gefäßzellen, die gleichzeitig mit Bindegewebszellen gebildet werden, gleichzeitig mit ihnen aus ihren Bildungsherden frei werden und sich histologisch in nichts von ihnen unterscheiden. Kranialer Teil der Aorta.

3) Die Gefäße entstehen früher als das Bindegewebe. Herz.

Der sub 1 erwähnte, nach der hier vertretenen Ansicht phylogenetisch älteste Typus hat sich bei den peripheren Gefäßen

erhalten. Für den zentralen Teil des Endothelsystems ergäbe sich dann eine Heterochronie, die durch die hohe funktionelle Bedeutung dieses Organes zur Genüge erklärt wird. Sie bestände darin, daß die Gefäße zunächst gleichzeitig mit dem Bindegewebe, schließlich vor ihm entstehen. Auch im letzteren Falle erweist das isolierte Austreten der Gefäßzellen, ihre Mesenchymnatur, sie als dem Bindegewebe verwandte Elemente.

Es wäre nun theoretisch nicht undenkbar, daß dieser Prozeß im weiteren Fortschreiten dahin führte, daß die Gefäßzellen gruppenweise, wie teilweise bei Siredon, schließlich vielleicht in Form solider Stränge abgeschnürt würden, wie dies von manchen Autoren beschrieben wurde. Dies wäre ein Analogon zu der teloblastischen Bildungsweise verschiedener Organsysteme bei gewissen Anneliden, bei welchem Bildungsmodus es sich ja auch um eine Zusammenziehung mehr diffuser Anlagen in möglichst lokalisierte Bildungs-herde zwecks Ermöglichung einer beschleunigten, von der Entwicklung anderer Organsysteme in höherem Grade unabhängigen Differenzierung handelt.

Eine solche Zusammenziehung auf lokalisierte Bildungs-herde liegt in verschiedenen Stadien der Ausbildung im ventralen und sklerotomalen Blut- und Gefäßbildungsbezirk der Amphibien, in der intermediären Zellmasse der Teleostier, in jeder Art von Blut-inselbildung vor.

Alle solchen Zentralisationen sind als abgeleitete Bildungsweisen anzusehen.

Speziell für die Blutbildung ist die physiologische Bedeutung einer möglichst frühen und ausgiebigen Entwicklung, wie sie durch die Anlage in lokalisierten Herden gegeben ist, einleuchtend. Als Reminiscenz einer ursprünglich mehr diffusen Bildungsweise auch dieser Elemente wäre die Blutbildung in der Leber und Nabelblase, in embryonalen Lymphdrüsen etc. und die postembryonale Blutbildung anzusehen.

Wenn sich nun vergleichend-histologisch alle Uebergänge zwischen Bindegewebe und Endothel in direktem Nebeneinander feststellen lassen, wenn eine Umwandlung von embryonalen Bindegewebszellen in Endothelien ontogenetisch nachweisbar ist, wie bei Amphibien, wenn hier vorübergehend ein Zustand existiert, in dem das Endothelsystem mit dem bindegewebig begrenzten Lakunensystem des Körpers kommuniziert, ein Zustand, der bei einer Reihe wirbelloser Tiere dauernd ist, so fällt hiernach wohl jeder prinzipielle Gegensatz zwischen einem lakunären peripheren Gefäßsystem, wie es für viele Wirbellose typisch ist, und dem endo-

thelialen peripheren Gefäßsystem der Vertebraten fort, und diese beiden Systeme wären ohne Schwierigkeit vergleichbar.

Das Endocard aber ist zweifellos ein Bestandteil des gesamten Endothelsystems. Ein prinzipieller Unterschied zwischen dem zentralen und den peripheren Teilen des Endothelsystems existiert nicht. Nach dieser Ansicht wäre also das Endocard so wenig wie das übrige Endothel bei Vertebraten eine Neubildung, sondern ein durchaus primitives Organ, das sein Homologon in der, wenn auch bisweilen nur in spärlichen Resten erhaltenen innersten Auskleidung des Gefäßsystems der Wirbellosen findet.

Eine gewisse Schwierigkeit für die Ansicht von FERNANDEZ liegt bei den Vertebraten in dem Umstand, daß hier alle Teile des „primären Gefäßsystems“ wesentlich und vielleicht ausschließlich aus sekundärem Mesenchym hervorgehen, während sie ursprünglich, da das Gefäßsystem als vor dem Cölom vorhanden angenommen wird, aus primärem Mesenchym ihren Ursprung nehmen.

Diese Schwierigkeit ist natürlich nur dann vorhanden, wenn man annimmt, daß primäres und sekundäres Mesenchym nicht nur topographisch, sondern auch ihrem morphologischen Wert nach, also prinzipiell verschieden sind.

Vertritt man letzteren Standpunkt nicht, so wird man keine Schwierigkeit darin sehen, eine Verlagerung der Anlagen des Gefäßsystems aus dem primären ins sekundäre Mesenchym anzunehmen.

Auch MEYER (1901) hält einen „Ersatz“ des primären Mesenchym durch sekundäres für möglich. Innerhalb der Anneliden z. B. hätte ein solcher Ersatz, wie BÜRGERS (1891, 1894) Untersuchungen über Hirudineen lehren, stattgefunden. Ferner liegt es gerade bei Vertebraten, bei denen das primäre Mesenchym gegenüber dem sekundären eine so untergeordnete Bedeutung hat, nahe, an einen solchen „Ersatz“ zu denken; doch der Beweis, daß mit einem solchen die angenommene Verlagerung der Bildungselemente des Gefäßsystems Hand in Hand gehen kann, steht noch aus.

Unwahrscheinlich ist eine solche Verlagerung aber jedenfalls nicht, denn das ursächlich bedingende Moment für sie läge wohl klar auf der Hand. Es ist dasselbe, das zur Lokalisierung der Gefäß- und Blutbildungszentren gerade auf die Stellen führte, die in der unmittelbaren Umgebung des Darmes liegen. Dieser Ort konnte aber, nachdem die Darmwand von Cölobildungen rings umfaßt war, nur die Darmwand selbst oder das Cölothel sein. Da nun nach MEYER das primäre Mesenchym der Anneliden wesentlich ektoblastischer Herkunft ist, und auch das Cölothel in seiner Ontogenie enge Beziehungen zum Ektoblast nicht verkennen läßt,

so wäre einigermaßen verständlich, warum nicht die Darmwand, sondern das Cöllothel zum Träger der Anlagen des primären Gefäßsystems wurde.

Die Ontogenie des Gefäßsystems der verschiedenen Annelidengruppen wird vielleicht einmal im stande sein, zu entscheiden, ob die in Rede stehende Schwierigkeit im hier angedeuteten Sinne zu lösen ist oder nicht.

Von Wert für die hier vertretene Ansicht wäre es, wenn sich eine Beteiligung ektoblastischen Mesenchyms am Aufbau des Endothels der Vertebraten, die ich nur wahrscheinlich machen konnte, irgendwo mit Sicherheit nachweisen ließe.

Soweit eine lokalisierte Entstehung von Gefäßendothelien und Blut sicher nachgewiesen ist, ist jedenfalls der spezielle Ort der Lokalisation von großer Bedeutung.

Es fragt sich nun, ob die bei Amphibien über solche Lokalisationen festgelegten Tatsachen vereinzelt dastehen, oder ob sich bei anderen Vertebraten Verhältnisse finden, die mit denen der Amphibien übereinstimmen.

Zunächst die Selachier: Die Endocardzellen entstehen hier nach übereinstimmenden Angaben vom freien, ventralen Rande des Mesoblasts. Die Subintestinalvenen entstehen vom ventralen Ende der Seitenplatten und treten in dorsal gerichteten Ketten aus, genau wie bei Amphibien. So sind sie von MAYER (1887) und RÜCKERT (1888) beschrieben und auch abgebildet worden. (MAYER hält aber die betreffenden Zellen für die Bildungszellen der Aorta.) Die Gefäßzellen der Aorten entstehen nach RÜCKERT und VAN DER STRICHT (1896) aus den Somiten, die Zellen der Nierengefäße nach RÜCKERT aus den Somiten. (RÜCKERTS Annahme einer Anteilnahme des Entoblasts bei der Gefäßbildung dürfte durch die Arbeit RAFFAELES (1892) als widerlegt zu betrachten sein.) Das Blut der Selachier entsteht im peripheren Mesoblast, also wie bei Amphibien in dem Mesoblastbezirk, der zur Zeit am weitesten ventral gelegen ist.

Es stimmen also die Selachier in allen wesentlichen Punkten mit den Amphibien überein.

Was nun die sklerotomalen Gefäßzellen der Amphibien anlangt, so entspricht ihr Entstehungsgebiet bei den Teleostiern jedenfalls einem Teil der intermediären Zellmasse und des Sklerotoms, aus welchen Teilen ja auch — im speziellen sind die Angaben noch widersprechend — die den vereinigten Kardinalvenen entsprechende Stammvene und die Aorta entstehen.

Die intermediäre Zellmasse in ihrer frühzeitigen Sonderung vom übrigen Mesoblast wäre der frühzeitigen Sonderung von BRACHETS (1903 b) „ébauche cardiaque“ im ventralen Mesoblast von *Rana temporaria* an die Seite zu stellen. Diese Isolierungen sind ein weiteres Stadium jenes Prozesses, der mit der Lokalisierung der ursprünglich diffusen Endothel- und Blutanlagen auf bestimmte Zentren beginnt, und deren physiologische Bedeutung, wie schon gesagt, die Ermöglichung einer frühzeitigen unabhängigen Entwicklung ist.

Die einzelnen Bestandteile solcher Bildungsherde sind im Prinzip befähigt, sowohl Blutkörperchen als Endothelien zu werden. Das zeigt sich bei allen bisher beschriebenen Blutinseln von Vertebraten und bei der intermediären Zellmasse der Teleostier, die ja im Grunde auch nur eine „Blutinsel“ ist. (Nach SOBOTTA gehen allerdings aus den „Blutsträngen“ der Salmoniden keine Endothelien hervor; das darf aber im Hinblick auf die entgegengesetzten Beobachtungen wohl noch als zweifelhaft gelten.) Zwischen einem Bildungsherde, der beide Bestandteile des Gefäßsystems und einem solchen, der nur einen derselben liefert, besteht ein wesentlicher morphologischer Unterschied also nicht.

So ist es vielleicht erlaubt, zwei primitive Endothel- und Blutbildungszentren für Vertebraten anzunehmen. Das eine Zentrum liegt ventral und geht aus dem Teil des Mesoblasts oder seiner nächsten Umgebung hervor, der zum ventralen Mesenterium wird, oder dem ursprünglich die Bedeutung eines ventralen Mesenteriums zukommt; der zweite liegt dorsal und ist der Gegend des dorsalen Mesenteriums eng benachbart.

Endothelbildung findet bei Amphibien und wahrscheinlich bei allen Vertebraten mit Ausschluß der Teleostier in beiden Bezirken statt. Die Blutbildung aber ist, soweit unsere augenblicklichen Kenntnisse reichen, bei Amphibien, Selachiern und Amnioten auf den ventralen, bei den Teleostiern auf den dorsalen Bezirk beschränkt. Ein Grund für diese verschiedene Differenzierung läßt sich wohl zur Zeit nicht angeben. Es scheint aber nicht unmöglich, daß sich unter den Teleostiern noch Formen finden könnten, bei denen sich neben der Blutbildung in der intermediären Zellmasse auch noch eine solche im ventralen Mesoblastbezirk oder vielleicht eine Blutbildung ausschließlich im letzteren finden könnte. Es wäre von hohem Interesse, jene von SOBOTTA beschriebenen Formen mariner Teleostier, denen „Blutstränge völlig zu fehlen scheinen“, auf diesen Punkt zu untersuchen. Eine solche Unter-

suchung würde vielleicht auch über das Warum der Ausbildung jener intermediären Zellmasse Aufschluß gewähren können.

Die Lokalisation der Endothel- und Blutbildung auf einen dorsalen und medio-ventralen Mesoblastbezirk findet sich in ihrer einfachsten Form bei den Holoblastiern, den Amphibien. Bei den Meroblastiern kann von einem medio-ventralen Mesoblastbezirk als Blutbildungszentrum natürlich nur in übertragenem Sinne die Rede sein, da die Blutinsel hier ja niemals in der ventralen Mittellinie angelegt wird. Das ist ja auch bei holoblastischen Amphibien nur am Hinterende der Embryonalanlage der Fall.

Entsteht die Blutinsel zu der Zeit, da in ihrem Bildungsgebiet ein medio-ventraler Zusammenschluß des Mesoblasts schon erfolgt ist, so geht sie aus medio-ventralen Teilen des Mesoblasts hervor. Entsteht die Blutinsel zu der Zeit, da die Seitenteile des Mesoblasts noch nicht vereinigt sind, so legt sie sich an den Teilen des Mesoblasts an, die zur Zeit der ventralen Mittellinie am meisten genähert sind.

Für den morphologischen Wert der Blutinsel ist diese auf sekundärer Veränderung des Dottergehalts beruhende Verschiedenheit jedenfalls ebenso bedeutungslos, wie die paarige Entstehung des Endocards der Amnioten für die Ableitbarkeit des Herzens aus einem medianen Längsstamm. Ueberall bei Meroblastiern (exkl. Teleostier) entsteht die Blutinsel an den freien Enden des Mesoblasts, die nur zur Zeit der Blutinselbildung durch die Dottermasse an einer ventro-medianen Vereinigung und der Bildung eines Mesenteriums gehindert sind.

Tatsächlich kann ja nun der bedeutende Dottergehalt so weitgehende Modifikationen des ursprünglichen Verhaltens herbeiführen, daß das ventrale freie Ende des Mesoblasts nicht mehr zur Bildung des Mesenteriums verwandt wird. Es entsteht dann das Pericard aus demjenigen Mesoblastbezirk, der an der Abschnürungsstelle des Embryos vom Dotter liegt. Das ventrale Ende des Mesoblasts liegt aber nicht an dieser Abschnürungsstelle, sondern peripheriewärts auf dem Dotter. Die hier vorliegenden Verhältnisse lassen sich wohl unschwer von denen bei Holoblastiern ableiten. Ueber die speziellere Lokalisation der Gefäßzellen in solchen Fällen ist aber zu wenig bekannt, als daß sich schon jetzt überblicken ließe, in welcher Weise die hier 'angedeutete Homologisierung durchzuführen wäre.

Die Lokalisation der Endothel- und Blutbildungsbezirke gerade auf die Region der Mesenterien ist sicherlich keine bedeutungslose.

Bei GOETTE (1890) heißt es: „Die älteste Form des Gefäß-

systems der Vertebraten ist ein indifferenter Kreislauf in dem oberen und unteren Darmgekröse und der Darmwand.“ GOETTE hat also, soweit mir die Literatur bekannt ist, in Bezug auf die Vertebraten zum erstenmale den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Darm und Gefäßsystem klar erkannt, jenen Zusammenhang, der von viel umfassenderen Gesichtspunkten aus, nämlich indem das Hauptgewicht auf die Wirbellosen gelegt wurde, in der Trophocöltheorie LANGS (1903) dargestellt wird und jene Idee der physiologischen Bedingtheit der speziellen Form einer morphologischen Differenzierung zum Ausdruck bringt, die, durch so viele Tatsachen gestützt, in ihrer allgemeinen Gültigkeit wohl kaum verkannt werden kann.

In Bezug auf die Trophocöltheorie scheint es mir von Bedeutung, daß die Blut- und Gefäßbildungszentren der Vertebraten gerade die Stellen einnehmen, an denen schon bei Anneliden die ersten aus dem Darmblutsinus gesonderten Längsstämme des Gefäßsystems gelegen waren: dorsal und ventral vom Darm in der Gegend der Mesenterien.

Daß die Ontogenie des Gefäßsystems der Amphibien alle Verhältnisse zeigt, die für LANGS Trophocöltheorie überzeugend sprechen, braucht nach dem Vorausgegangenen kaum noch hervorgehoben zu werden. Es findet sich zur Zeit der Loslösung der Blutinselzellen ein deutlicher Darmblutsinus; es vollzieht sich die Pericardbildung genau so, wie die Abschnürung eines Gefäßes aus einem solchen Sinus. Und wenn es bei GOETTE (1875) p. 761 heißt: „Der Schwanzdarm liegt also zwischen den kaudalen Fortsetzungen der arteriellen und venösen Hauptgefäße des Stammes“, so geht hieraus hervor, daß die Uebereinstimmung mit der Annelidenorganisation in Bezug auf das Gefäßsystem auch im Kaudalende der Embryonalanlage noch klar zu Tage tritt.

Der einzige wesentliche Differenzpunkt der hier vertretenen Ansicht von der in der Trophocöltheorie begründeten ist der, daß die bindegewebige resp. endotheliale Gefäßwandung als der primäre Teil des Gefäßsystems angesehen wird, und daß die geringe Ausbildung dieses Teiles bei Anneliden als eine durch Funktionsänderung bedingte Rückbildung gedeutet wird. Ist ein prinzipieller Unterschied zwischen primärem und sekundärem Mesenchym nämlich nicht vorhanden, so wird die Mesenchymarmut bei Anneliden, mit der ja die Reduktion des primären Gefäßsystems eng verknüpft ist, sicherlich als sekundär betrachtet werden müssen, da doch die Anneliden von Parenchymwürmern abzuleiten sind.

Nach der Trophocöltheorie dagegen sind die dem Vertebratenendothelsystem entsprechenden Teile bei Wirbellosen neu auftretende Elemente, die, anfangs spärlich, im Laufe der Phylogenie an Masse zunehmen und schließlich im Gefäßsystem der Vertebraten ihre höchste Ausbildung erlangen. Das in der vorliegenden Arbeit als „primär“ bezeichnete System wäre hiernach gerade das sekundäre. Die ursprüngliche Wandung des Gefäßsystems würde nur von der Darmwand einerseits, dem Cöllothel andererseits geliefert.

Unerklärt bleiben bei dieser Annahme das Gefäßsystem der Nemertinen, ferner die Verhältnisse bei Echinodermen, die unter der Annahme eines primären bindegewebigen Gefäßsystems zwar nicht erklärt, aber doch dem Verständnis wohl näher gerückt würden.

Nach allem Vorausgesagten ist es wohl kaum noch nötig zu betonen, daß die eben erörterte Frage den eigentlichen Grundgedanken der Trophocöltheorie nicht berührt, und daß diesem hier aus vollster Ueberzeugung zugestimmt wird.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß es jedenfalls eine auffällige und bemerkenswerte Tatsache ist, daß im Gesamtgebiet des Körpers gerade die Herzgegend der Ort ist, an dem zuerst ein Mesenterium gebildet wird, lange bevor Mesenterialbildungen im übrigen Körper auftreten, vor allem lange, bevor das dorsale Mesenterium in der gleichen Region gebildet wird. Das hängt wohl damit zusammen, daß schon auf phylogenetisch weit zurückliegenden Stadien, schon bei Anneliden, gerade dem mesenterialen Cöllothel des Rückengefäßes jene ausgesprochen propulsatorische Funktion zukam, die den entsprechenden Teil der Neuralseite funktionell entlastete. Mit der Lokalisierung eines Herzens im Bereich der Vena subintestinalis wurde der größte Teil auch des ventralen Mesenteriums für das Gefäßsystem funktionell bedeutungslos. Der geringere funktionelle Wert dokumentierte sich schließlich auch in der Ontogenie: als verspätete Anlage.

Von einem geringen funktionellen Wert kann hier natürlich nur dann die Rede sein, wenn man die Funktion des Cölothels, soweit sie für das Gefäßsystem in Betracht kommt, als auf die Propulsion beschränkt annimmt, wie dies für die Vertebraten ja sicher zutreffend ist, nach FERNANDEZ aber auch als ursprünglicher Zustand für die evertebraten Cölomtiere angenommen werden dürfte.

Unter den Gesichtspunkt einer Ableitbarkeit aus einem Darmblutsinus oder einen auf ihn zurückführbaren Zustand würden natürlich ebenso wie die ersten Darm- und Lebergefäße der Amphibien jene Gefäße fallen, die bei Meroblastiern auf dem, einen

Teil der Darmwand morphologisch wie physiologisch vertretenden Dotter verlaufen; ferner die Gefäße der Embryonalhüllen der Amnioten. Daß gerade diejenigen Hüllen, die als Derivate der Darmwand entstehen, jene ausgedehnte Gefäßversorgung besitzen, im Gegensatz zu dem gefäßlosen Amnios, ist eine Erscheinung, auf deren Bedeutung mein verehrter Lehrer, Herr Professor LANG, mich aufmerksam machte. Es handelt sich hier um eine jener vielen, lange bekannten Tatsachen, die durch die Trophocöltheorie in ein neues Licht gesetzt und zum Glied einer ganzen Kette von Erscheinungen gemacht wird, deren durchgreifende Gleichförmigkeit durch die Lebensvorgänge im Organismus selbst erklärbar ist.

Zusammenfassung.

Die Gefäßendothelien der Amphibien entstehen aus dem Mesenchym und zwar wesentlich und vielleicht ausschließlich aus sekundärem Mesenchym. Für etwa beteiligtes primäres Mesenchym käme der Ektoblast als Ursprungsstätte in Betracht. Mesenchymbildung aus dem Entoblast kam nirgends zur Beobachtung.

Es besteht eine Lokalisation der Gefäß- und Blutbildung auf zwei Bildungsherde, die in ihrer Lage der Gegend des dorsalen und ventralen Mesenteriums entsprechen: sklerotomaler und medio-ventraler Mesoblastbezirk.

Außer der Bildung von Endothelien aus lokalisierten Anlagen kommt eine solche aus diffus austretenden Wanderzellen und eine solche im Bindegewebe vor.

Alle großen Gefäßstämme der ersten Stadien entstehen in loco und isoliert und treten erst sekundär miteinander in Verbindung.

Bei ihrer ersten Anlage sind die Gefäße entweder solid und beim ersten Auftreten eines Lumens gegen alle anderen Körperhöhlräume abgeschlossen, oder sie sind bei ihrer ersten Anlage gegen den Lückenraum zwischen den Mesenchym- oder Bindegewebszellen offen. Die verschiedenen Bildungsmodi sind auf den Einfluß lokal verschiedener Entwicklungsbedingungen zurückzuführen. Ein prinzipieller morphologischer Wert kommt ihnen also nicht zu.

Das Endothelsystem steht zu der Zeit, da die Blutkörperchen in Zirkulation gelangen, mit dem Lückenraum im Körperbindegewebe, dem Schizocöl, in offener Kommunikation und ist phylogenetisch aus einem bindegewebig begrenzten Lakunensystem entstanden zu denken, dessen physiologisch wichtigster und darum

auch am frühesten besonders differenzierter Teil in der Umgebung des Darmes lag.

Die Lokalisation der blut- und gefäßbildenden Zellen auf die Gegend der Mesenterien bestätigt die von LANG vergleichend-anatomisch begründete Annahme, daß die erste Differenzierung des Darmblutsinus der Cölomaten in der Sonderung von Gefäßen in der Gegend des dorsalen und ventralen Mesenteriums bestand.

Die Blutkörperchen sind als „schwimmende Mesenchymzellen“ im Sinne ZIEGLERS aufzufassen. Ihr Ursprung liegt im medio-ventralen Mesoblastbezirk.

Nach Abschluß dieser Untersuchungen wurde ich mit der Arbeit von MUTHMANN „Ueber die erste Anlage der Schilddrüse und deren Lagebeziehung zur ersten Anlage des Herzens bei Amphibien, insbesondere bei Triton alpestris“ bekannt (Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. XXVI, 1904).

Die Resultate dieser Arbeit stimmen in erfreulicher Weise mit denen der meinen überein. Auch dürften sich beide Arbeiten in manchen Punkten ergänzen, da MUTHMANN das Hauptgewicht auf die in meiner Arbeit außer acht gelassene Entwicklung der Thyreoidea legt, während ich die Endocardentwicklung eingehender behandelte.

Auf einen kleinen Differenzpunkt zwischen meinen Untersuchungen und denen MUTHMANNs ist noch hinzuweisen.

MUTHMANNs Sagittalschnitte zeigen bei aller prinzipiellen Uebereinstimmung mit meinen Rekonstruktionen der Mittelschnitte einen Unterschied darin, daß auf ihnen durchwegs der ventral gelegene Mesoblast hinter der Endocardanlage fehlt. Aus welchem Grunde er nicht mit dargestellt wurde, ist nicht erwähnt; vielleicht hielt MUTHMANN das Verhalten des Mesoblasts hinter der Endocardregion in Bezug auf die von ihm bearbeitete Frage für unwesentlich. Jedenfalls sind seine Abbildungen in diesem Punkte nicht ganz genau.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor LANG, möchte ich an dieser Stelle meinen warm empfundenen Dank aussprechen für die unvergeßliche, so reiche und wertvolle Anregung, die ich von ihm empfang. Ihm, wie Herrn Professor HESCHELER danke ich für die Förderung, die dieser Arbeit durch das entgegengebrachte Wohlwollen und Interesse und durch manchen wertvollen Rat zu teil wurde.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

- 1870 VAN BAMBEKE, Recherches sur le développement du Pélobate brun. Mém. cour. des savants étrangers, publ. par l'Acad. roy. de Belgique, T. XXXIV.
- 1896 — Sur un groupement de granules pigmentaires dans l'œuf en segmentation d'Amphibiens anoures. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Sér. 3, T. XXXI.
- 1885 BLASCHEK, A., Untersuchung über Herz, Pericard, Endocard und Pericardialhöhle. Mitt. aus d. embryol. Institut d. k. k. Univ. in Wien, N. F. Heft 1.
- 1898 BRACHET, A., Recherches sur le développement du cœur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodeles. Arch. d'Anat. micr., T. II.
- 1903 a — Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et anoures. Arch. de Biol., T. XIX.
- 1903 b — Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens. Arch. de Biol., T. XIX.
- 1891 BÜRGER, O., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zool. Jahrb., Morph. Abt., Bd. IV.
- 1894 — Zur Embryologie von *Hirudo medicinalis* und *Aulostoma gulo*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVIII.
- 1884 DAVIDOFF, M. v., Ueber die Entstehung der roten Blutkörperchen und den Parablast von *Salamandra maculosa*. Zool. Anz., Bd. VII.
- 1897 FELIX, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte, Bd. XXV, XXVI.
- 1904 FERNANDEZ, M., Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunicaten. Nebst Bemerkungen zur Phylogenie des Gefäßsystems im allgemeinen. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft, N. F. Bd. XXXII.
- 1904 FILATOW, D. P., Zur Entwicklungsgeschichte des Exkretionssystems der Amphibien. Anat. Anz., Bd. XXV, p. 33.
- 1869 GOETTE, A., Untersuchungen über die Entwicklung von *Bombinator igneus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. V.
- 1875 — Die Entwicklungsgeschichte der Unke, Leipzig.
- 1890 — Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. V. Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges, Hamburg und Leipzig.

- 1882 GRAFF, L. v., Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoela, Leipzig.
- 1904 GUNGL, O., Anatomie und Histologie der Lumbricidenblutgefäße, Wien.
- 1896—98 HATTA, Contributions to the morphology of Cyclostomata. I. On the formation of the heart in Petromyzon. Journ. of the Coll. of Sc. imp. Univ. of Tokyo, Japan, Vol. X.
- 1881 HERTWIG, O. u. R., Die Cölomtheorie.
- 1904 — O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre.
- 1868 HIS, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig.
- 1893 HOFFMANN, C. K., Untersuchungen über den Ursprung des Blutes und der blutbereitenden Organe. Verhandl. d. Konink. Akad. v. Wetensch. to Amsterdam, Deel 3.
- 1893 HOUSSAY, F., Études d'embryologie sur les vertèbres. Arch. de Zool. exp. et génér., T. I.
- 1905 KELLICOTT, The development of the vascular system of Cera-todus. Mem. New York Acad. of Sc., Vol. II, Part 4.
- 1884 KÖLLIKER, A., Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XL.
- 1903 LANG, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw., N. F. Bd. XXXI. Thesen auch separat in Viertel-jahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 47. Jahrg., 1902.
- 1890 MARSHALL, A. M., The development of the blood vessels of the frog. Stud. Biol. Lab. OWENS Coll., Vol. II.
- 1888 MAURER, F., Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien, und die Umbildung der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern. Morph. Jahrb., Bd. XIV.
- 1892 — Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisci-forme. Morph. Jahrb., Bd. XVIII.
- 1887 MAYER, P., Ueber die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei Selachiern. Mitt. der Zool. Station Neapel Bd. VII.
- 1894 — Ueber die ersten Stadien der Gefäße bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. IX.
- 1901 MEYER, ED., Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. der Zool. Station Neapel, Bd. XIV.
- 1871 MÜLLER, W., Beobachtungen des pathologischen Instituts zu Jena. Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. VI.
- 1894 NUSBAUM, J., Zur Entwicklungsgeschichte der Gefäßendothelien und der Blutkörperchen bei den Anuren. Anz. Akad. Wiss. Krakau, auch in Biol. Centralbl., Bd. XIII, 93.
- 1871 OELLACHER, Ueber die erste Entwicklung des Herzens und der Pericardhöhle bei Bufo cinereus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VII.

- 1891 OWSJANNIKOW, TH., Zur Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges. *Mélanges biol. tir. du Bull. de l'Acad. imp. des Sc. Petersbourg*, T. XXXIII.
- 1905 PETER, Eine neue Dotterfärbung. *Zeitschr. f. wiss. Mikrosk.*, Bd. XXI.
- 1894 PLATT, J., Ontogenetische Differenzierung des Ektoderms in *Necturus*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLIII.
- 1897 — The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in *Necturus*. *Morph. Jahrb.*, Bd. XXV.
- 1887 RABL, C., Ueber die Bildung des Herzens bei Amphibien. *Morph. Jahrb.*, Bd. XII.
- 1889, 1893, 1896 — Theorie des Mesoderms. *Morph. Jahrb.*, Bd. XV, XIX, XXIV.
- 1894 — Einiges über Methoden. *Zeitschr. f. wiss. Mikrosk.*, Bd. XI.
- 1892 RAFFAELE, Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei *Selacei*. *Mitt. der Zool. Station Neapel*, Bd. X.
- 1883 RAUBER, A., Die Entwicklung der Organe des Säugetierkörpers und der histologischen Systeme. *Ber. d. naturf. Ges. zu Leipzig*.
- 1840 REICHERT, C. B., Das Entwicklungsleben im Wirbeltierreich.
- 1850—55 REMAK, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Säugetiere.
- 1900 RHUMBLER, L., Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. III. Mechanik der Pigmentzusammenhäufungen in den Embryonalzellen der Amphibieneier. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. IX.
- 1888 RÜCKERT, Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei *Selachierembryonen*. *Biol. Centralbl.*, Bd. VIII.
- 1892 RUDNEW, W. G., Ueber die Entwicklung des Endothels im Herzen der Amphibien. *Arbeiten zoot. Institut Warschau*. (Zitiert nach STIEDA, *Ergeb. MERKEL-BONNET*, 1893. Original russisch.)
- 1895 SALENSKY, WLAD., Sur le développement du cœur chez les embryons de la grenouille. *Comptes rend. d. Sc. du trois. Congrès intern. d. Zool.*, Leyde.
- 1904 SAMPSON, LILIAN V., A contribution to the embryology of *Hylodes Martinicensis*. *Am. Journ. of Anatomy*, Vol. III, No. 4.
- 1896 SAXER, FR., Ueber die Entwicklung und den Bau normaler Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weißen Blutkörperchen. *Anat. Hefte*, Bd. VI.
- 1902 SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
- 1896 SCHWALBE, G., Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Sal. atra* und *maculosa*. *Zeitschr. f. Biol.*, Bd. XXXIV.
- 1890 SCHWINK, F., Ueber die Entwicklung des Herzendothels bei Amphibien. *Anat. Anz.*, Bd. V.
- 1891 — Untersuchungen über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen bei Amphibien. *Morph. Jahrb.*, Bd. XVII.

- 1887 SHIPLEY, E., On some points in the development of *Petromyzon fluviatilis*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXVII.
- 1902 SOBOTTA, J., Ueber die Entwicklung des Blutes, des Herzens und der großen Gefäßstämme der Salmoniden, nebst Mitteilungen über die Ausbildung der Herzform. Anat. Hefte, 1. Abt., Heft 63 (Bd. XIX, Heft 3).
- 1860 STRICKER, S., Entwicklungsgeschichte von *Bufo cinereus* bis zum Erscheinen der äußeren Kiemen. Sitz.-Ber. math.-naturw. Kl. der K. Akad. Wiss., Wien.
- 1900 SWAEN, A., und BRACHET, A., Étude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostéens. Arch. de Biol., T. XVI.
- 1883 WALDEYER, W., Archiblast und Parablast. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXII.
- 1886 WENCKEBACH, K. F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVIII.
- 1887 ZIEGLER, H. E., Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX.
- 1890 — Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Humboldt, Bd. IX, Heft 5. Auch in Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br., Bd. IV, 1889.
- 1892 — Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbeltieren. Verhandl. d. deutsch. zool. Ges.
- 1892 — und F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIX.
- 1898 — Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. d. deutsch. zool. Ges., Bd. VIII.
- 1902 — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, Jena.

Figurenerklärung.

<i>A.hym</i> Arteria hyomandibularis	<i>med</i> Medullarrohr
<i>Ao</i> Aorta	<i>mes</i> Mesoblast
<i>bl</i> Blutinsel	<i>mes.ant</i> Mesocardium anterius
<i>bl.k</i> Blutkörperchen	<i>Myoc</i> Myocöl
<i>Car</i> Arteria carotis	<i>Myot</i> Myotom
<i>ch</i> Chorda	<i>par</i> Parietalhöhle
<i>dc</i> Ductus Cuvieri	<i>per.vis</i> viscerales Blatt d. Pericard
<i>dv</i> Zellen der Dotterdarmvenen	<i>skl</i> Sklerotom
<i>end</i> Endocard	<i>skl.h</i> Sklerotomhöhle
<i>ent</i> Darmwand	<i>sp</i> Seitenplatte
<i>entk</i> Entoblastkiel	<i>v.c.p</i> Vena cardinalis post.
<i>ekt</i> äußeres Körperepithel	<i>v.j</i> Vena jugularis
<i>G.end</i> Gefäßendothel	<i>v.myot</i> ventraler Myotomfortsatz
<i>g.z</i> Gefäßzellen	<i>vn</i> Vornierenanlage
<i>Hy.ch</i> Hypochorda	<i>vng</i> Vornierengang
<i>Kb</i> Kiemenbogen	<i>vngl</i> Vornierenglomerulus
<i>Kb.a</i> Kiemenbogenarterie	<i>wz</i> Wanderzellen
<i>l</i> Gefäßlumen	

Bis zur Vergrößerung 500 : 1 wurden HARTNACKSche Trockensysteme verwendet, bei stärkeren Vergrößerungen homogene Immersion $\frac{1}{12}$ SEIBERT in Verbindung mit HARTNACKSchen Okularen.

Tafel II.

Fig. 1. Bufo, 2—3 Somite. Querschnitt durch die Gegend des Mandibularbogens. 200 : 1.

Fig. 2. Bufo, 2—3 Somite. Querschnitt durch die Gegend des Hyoidbogens. 150 : 1.

Fig. 3. Bufo, 2—3 Somite. Querschnitt durch die Gegend des 1. Kiemenbogens. Kranialrand der ventro-medianen Vereinigung des Mesoblasts. 150 : 1.

Fig. 4. Bufo, 2—3 Somite. Querschnitt an der hinteren Grenze der Mesenchymbildungszone. 150 : 1.

Fig. 5. Bufo, 3—4 Somite. Querschnitt durch das Hinterende des Entoblastkiels. 150 : 1.

Fig. 6. Bufo, 3—4 Somite. Querschnitt durch die Gegend des 1. Kiemenbogens. Kranialrand der ventro-medianen Vereinigung des Mesoblasts. 150 : 1.

Tafel III.

Fig. 7. Bufo, 3—4 Somite. Querschnitt durch das Hinterende der Mesenchymbildungszone. Gefäßzellen als von der Mittellinie lateralwärts ziehende Ketten. 150 : 1.

Fig. 8. Bufo, 5—6 Somite. Querschnitt durch die Vorderwand der Leberanlage. Freie Gefäßzellen seitlich von der Mittellinie. 150 : 1.

Fig. 9. Bufo, 11—12 Somite. Querschnitt durch die Gegend des 1. Kiemenbogens. Einziger Schnitt der Serie mit geschlossenem Endothelrohr. 150 : 1.

Fig. 10. Siredon, 11—12 Somite. Querschnitt durch die Gegend des 1. Kiemenbogens. Kranialrand der ventro-medianen Vereinigung des Mesoblasts. 150 : 1.

Fig. 11. Siredon, 11—12 Somite. Querschnitt durch das Hinterende des Entoblastkiels. 150 : 1.

Fig. 12. Siredon, 12—13 Somite. Querschnitt durch das Hinterende der Mesenchymbildungszone. 150 : 1.

Fig. 13. Siredon, 12—13 Somite. Querschnitt durch das Vorderende der Leberanlage. Freie Gefäßzellen, der Leberwand anliegend. 150 : 1.

Tafel IV.

Fig. 14 u. 15. Siredon, 9 Somite. Querschnitt durch die Gegend des Dotterdarms. Die Bildungszellen der Dotterdarmvenen *dv* als Zellketten, die vom freien Rande der Seitenplatten dorsalwärts ziehen. 100 : 1.

Fig. 16. Siredon, 20 Somite. Mesenchymzellen des Sklerotoms zur Gegend des späteren Vornierenglomerulus ziehend. 150 : 1.

Fig. 17. Bufo, 5—6 Somite. Wanderzellen (*wz*) am Ursegmentstiel. 315 : 1.

Fig. 18. Bufo, 16—17 Somite. Anlage des Ductus Cuvieri (*dc*). 150 : 1.

Fig. 19 u. 20. Siredon, 14—15 Somite. In Ketten austretende „äußere“ und „innere“ Wanderzellen. Austrittsort: Ursegmentstiel. 150 : 1.

Fig. 21. Siredon, 11—12 Somite. „Innere“ Wanderzellen am Ursegmentstiel austretend. 550 : 1.

Fig. 22. Bufo, 11—12 Somite. Das auf Fig. 9 abgebildete Endocard. 550 : 1.

Fig. 23 u. 24. Bufo, 3—4 Somite. Mitotisch entstehende Wanderzellen in der Somatopleura. 550 : 1.

Fig. 25 u. 26. Bufo, 2—3 Somite. Aus dem äußeren Körper-epithel austretende Wanderzellen. 550 : 1.

Fig. 27. Bufo, 2—3 Somite. Wanderzelle in der Somatopleura. 550 : 1.

Fig. 28. Bufo, 5—6 Somite. Im Austritt begriffene Wanderzelle in der Splanchnopleura. 550 : 1.

Fig. 29. Bufo, 2—3 Somite. Austretende Wanderzelle aus der Splanchnopleura. 550 : 1.

Fig. 30. Bufo, 3—4 Somite. Freie Wanderzelle zwischen Mesoblast und äußerem Körper-epithel. 550 : 1.

Tafel V.

Fig. 31. Siredon, 21—22 Somite. Anlage des kranialen, paarigen Teiles der Aorta. 550 : 1.

Fig. 32. Bufo, 16—17 Somite. Distalende der Arteria hyomandibularis (*A.hym*) im Bindegewebsnetz des freien, ventralen Mandibularbogenendes. 550 : 1.

Fig. 33. Siredon, 16—17 Somite. Anlage des hinteren unpaaren Teiles der Aorta. 550 : 1.

Fig. 34. Bufo, 16—17 Somite. Anlage des kranialen paarigen Teiles der Aorta. 550 : 1.

Fig. 35. Bufo, 16—17 Somite. Vena cardinalis posterior (*v.c.p*). 550 : 1.

Fig. 36 u. 37. Bufo, 16—17 Somite. Bildung der Vena jugularis (*v.j*), auf zwei aufeinander folgenden Schnitten dargestellt. 550 : 1.

Fig. 38. Siredon, 20 Somite. Querschnitt tangential durch das Hinterende des Entoblastkiels; derselbe liegt als kernfreie Masse in der Pericardanlage. 150 : 1.

Fig. 39. Siredon, 20 Somite. Der kaudalwärts auf den Schnitt der Fig. 38 folgende Schnitt. Solide Endocardzellmasse in der Pericardanlage. 150 : 1.

Fig. 40. Siredon, 20 Somite. Endocard mit Lumen, mit dem Pericard ventro-median, an der Stelle des Mesocardium anterius, in Verbindung. 315 : 1.

Fig. 41—43. Siredon, 21—22 Somite. Arterie des 1. Kiemenbogens im Querschnitt. Fig. 41 als Lücke im Mesenchym des Kiemenbogens, Fig. 42 teilweise, Fig. 43 vollständig gegen das umgebende Gewebe gesondert. 150 : 1.

Tafel VI.

Fig. 44. Siredon, 7 mm Länge. Blutkörperchen frei im Bindegewebe. 740 : 1.

Fig. 45. Bufo, 16—17 Somite. Querschnitt durch das Sklerotom und seine nähere Umgebung. 200 : 1.

Fig. 46. Bufo, 16—17 Somite. Gefäßanlage des Vornierenglomerulus im Zusammenhang mit den Mesenchymzellen des Sklerotoms. 200 : 1.

Fig. 47—50. Siredon, 21—22 Somite. Blutinsel in kaudokranialer Richtung verfolgt. 200 : 1.

Fig. 51. Siredon, 18 Somite. Blutinsel. 200 : 1.

Fig. 52. Bufo, 16—17 Somite. Kranialende der Arteria carotis (*Car*) im Zusammenhang mit Mesenchymzellen. 200 : 1.

Polycladen von Neu-Britannien und Neu-Caledonien.

Von

Lydia Jacobowa.

Hierzu Tafel VII—XI.

Das Material, welches von mir untersucht wurde, stammt von Neu-Britannien und Neu-Caledonien, wo es vom englischen Forscher WILLEY auf seiner Reise nach dem Stillen Ocean in den Jahren 1895—1896 gesammelt wurde. Dieses Material wurde vom genannten Forscher in konserviertem Zustande Herrn Professor LANG zugeschickt, welcher die Güte hatte, es mir zur Bearbeitung zu übergeben. Der Mehrzahl der neubritannischen Formen waren von Prof. WILLEY gemachte Notizen beigegeben, welche mehr oder weniger ausführliche Beschreibungen des äußeren Aussehens der lebenden Tiere und für einige dieser Formen auch Abbildungen enthielten. Von den letzteren konnte ich leider keinen Gebrauch machen, weil sie sich gerade auf solche Tiere bezogen, welche entweder verloren gegangen sind oder so stark beschädigt waren, daß sie selbst zur Konstatierung der gröberen anatomischen Verhältnisse nicht verwendet werden konnten. Was die Notizen anbetrifft, so waren sie sehr wertvoll, da gerade die Polycladen zu denjenigen Tieren gehören, bei denen solchen Merkmalen, wie Farbe und Zeichnung, Gestalt und Größe, eigentlich nur bei Untersuchung des lebenden Tieres einige Bedeutung beizumessen ist; beim konservierten Tiere verliert sich sehr häufig die Färbung, die Größe, die Gestalt, und die Körperöffnungen erleiden eine mehr oder weniger weitgehende Modifikation, so daß die Angaben über diese Verhältnisse, falls sie sich allein auf konserviertes Material beziehen, einen sehr fraglichen Wert haben, und so halfen mir jene Notizen einigermaßen die Lücke auszufüllen, die notwendig daraus entstehen mußte, daß mir nur konserviertes Material zur Verfügung stand.

Um sich über den feineren inneren Bau zu orientieren, was vor allem für die Bestimmung des Tieres notwendig ist, gibt es ein einziges sicheres Mittel — das ist die Zerlegung des Tieres in Schnittserien. Für eine eingehende Beschreibung wäre die Herstellung von Schnittserien in 2—3 Richtungen erwünscht; vor allem aber sind die Längsschnitte dadurch wichtig, daß sie ein übersichtliches Bild der Anatomie geben. In meiner Arbeit mußte ich mich ausschließlich auf letztere beschränken, da ich von vielen Arten nur je ein Exemplar hatte. Hatte ich aber von einer Art mehrere (etwa 2—3), so war der Erhaltungszustand des Materials ein derartiger, daß man nur durch Untersuchung mehrerer Exemplare unter gegenseitiger Kontrolle der Befunde an den einzelnen Exemplaren ein mehr oder weniger vollständiges Bild der inneren Organisation des Tieres gewinnen konnte.

Von den Farbstoffen gebrauchte ich nur bei gutem Erhaltungszustande Hämalan, welches zur Kernfärbung bei Polycladen besonders geeignet ist, und als Nachfärbung Eosin; häufiger aber verwendete ich Boraxkarmin und als Nachfärbung Pikrinsäure, einerseits um die Berührung der Schnitte mit Wasser bei der weiteren Behandlung zu vermeiden, andererseits weil das mit Boraxkarmin gefärbte und aufgehellte Präparat des ganzen Tieres die Beobachtung der Augenstellung — eines der wichtigsten systematischen Merkmale der Polycladen — in sehr schöner Weise ermöglichte.

Bei der Klassifikation der hier behandelten Polycladen suchte ich die Gesamtheit der Merkmale des einen oder des anderen Tieres zu berücksichtigen, da ein jedes Merkmal, für sich allein genommen, wenn es auch an sich wichtig ist, nicht ausschlaggebend ist, weil es in ganz verschiedenen Familien vorkommen kann.

Der Erhaltungszustand des Materials war nicht überall gleich; einige Tiere waren ganz gut erhalten, andere dagegen waren so stark beschädigt, daß ich sie gar nicht zur Untersuchung verwenden konnte. Von 2 zwar geschlechtsreifen Tieren habe ich nur Totalpräparate angefertigt, da diese Tiere holzhart waren, ein Gewebszustand, bei welchem (wie mir meine eigene Erfahrung gezeigt hatte) selbst unter Anwendung von Celloidinschnitten kein Erfolg zu erwarten war. Entsprechend dem Erhaltungszustande der Tiere habe ich mich bei meiner Arbeit in histologische Details fast gar nicht eingelassen, weil der Bau der Gewebe sich nicht gut erkennen läßt; dagegen suchte ich womöglich eine Darstellung der allgemeinen Organisation zu geben, soweit dies zur Gewinnung

eines Urteils über die systematische Stellung dieser Polycladen notwendig ist.

Wie bereits erwähnt, stammt das gesamte Material von zwei Inseln des Stillen Oceans — Neu-Britannien und Neu-Caledonien. Außer den einigermaßen durchforschten Küsten von Australien und Neu-Seeland, sowie von Japan, China und den Philippinen, ist die Polycladenfauna des Pacifischen Oceans noch sehr wenig untersucht. Es ist daher nicht zu verwundern, wenn alle in Schnitte zerlegte Tiere, mit Ausnahme zweier zweifelhafter Formen, sich als neue Species herausgestellt haben. Diese Formen verteilen sich auf 3 Familien: Planoceridae, Cestoplanidae und Pseudoceridae.

Speciesbeschreibung.

Fam. Planoceridae.

Paraplanocera laidlawi n. sp.

Taf. VII, Fig. 1—9.

Die Polycladen, welche ich unter diesem Namen beschreibe, wurden während der Forschungsreise des Herrn WILLEY nach dem Stillen Ocean gesammelt. Sie stammen von verschiedenen Fundorten: 2 Exemplare von der Isle of Pines (New Caledonia); die anderen 3 von der Blanche Bay (New Britain), etwa 152° östl. Länge und 4° südl. Breite. Von diesen letzteren wurde das eine im Mai, 2 andere am 24. April 1895 gefunden. Alle diese Tiere gehören einer einzigen Art an, zeigen aber einige Abweichungen in ihrem Bau, so daß man sie als lokale Varietäten — neucaledonische und neubritische — auffassen muß.

Als Grundlage meiner Beschreibung dient ein besser erhaltenes Exemplar von der Blanche Bay, welches im Mai 1895 gefunden wurde. WILLEYS Beschreibung des lebenden Tieres entnehme ich folgendes:

„Length at rest 45,5 mm,

Width „ „ 28 „

Distance of tentacles from anterior end of body 13 mm.“

„Large tentacular eyes at base of tentacles but not inside them. Tentacles non-retractile, rose-yellow-tipped. Cerebral eyes small, 22—25. Colour delicate yellowish-brown with reticulated markings and white interspaces. Margin coloured with the delicate

brown — ground colour — interrupted by narrow white streaks, Pharyngeal bursoe seen from below brilliant white.“

Von den Geschlechtsöffnungen sagt WILLEY: „Genital apertures distinct — about same distance (13,5 mm) from posterior end as tentacles are from anterior end.“

Die Länge des Spiritusexemplares beträgt 35 mm, die Breite 25 mm. Wie es sich aus dem Unterschiede im Größenverhältnisse des lebenden und des konservierten Tieres ergibt, hat sich dieses stark kontrahiert, besonders in der Längsrichtung. Es ist sehr zart und durchsichtig, so daß man in durchfallendem Lichte die meisten inneren Organe — den Pharynx, die Geschlechtsorgane, die perlschnurartigen Darmäste, welche baumförmig verästelt sind, sogar die Hauptnervenzstämme mit ihren gröberen Anastomosen — deutlich durchschimmern sieht.

Die Form ist breit-oval, am vorderen Ende etwas breiter als am hinteren. Die Farbe ist auf der Ober- und Unterseite gleichmäßig weißlich. Die wenigen dunklen Flecke sind an der Oberfläche zerstreut; dieselben werden, wie aus den Schnitten ersichtlich ist, durch ein Pigment auf der Dorsalseite der Darmäste erzeugt. Der Rand ist stark gefaltet. Das Tier besitzt Nackententakel, die zu beiden Seiten des Gehirns, etwas vor dem Ende des ersten Körperdrittels, sitzen und $1\frac{1}{2}$ mm voneinander entfernt sind. Sie sind schon mit freiem Auge als kleine dunkle Flecke sichtbar.

Ihre dunkle Färbung rührt daher, daß sie ca. 35 große, gut entwickelte Augen besitzen, die dicht nebeneinander an der Basis der Tentakel sitzen. Die Gruppen der Gehirnhofaugen lassen sich nur bei Lupenbetrachtung auf dem aufgehellten Präparate erkennen. Sie sind viel geringer an Zahl als die Tentakelaugen, liegen zu beiden Seiten des Gehirns, ragen aber nur nach vorn und zwar nicht weit über dasselbe hinaus (Fig. 2 u. 6).

Die Pharyngealtasche ist kurz (Fig. 1) und vorn schmaler als hinten. Ihre Länge beträgt 9 mm, also etwa $\frac{1}{4}$ der Körperlänge. Sie besitzt 4 Paar Seitentaschen für den dickwandigen Pharynx. Der mit freiem Auge schon sichtbare Mund liegt in der Mitte des Körpers, dem Hinterende der Pharyngealtasche sehr nahe. Der Darmmund ist dem äußeren gegenüber etwas nach vorn gerückt. Der Hauptdarm erreicht das hintere Ende der Pharyngealtasche und erstreckt sich nach vorn etwas über dieselbe hinaus. Sein vorderer mittlerer Ast ragt nicht über das Gehirn hinaus und gibt vor demselben jederseits 2 Äste ab.

Die baumförmig sich teilenden Darmäste sind rosenkranzartig eingeschnürt. In der Medianlinie des Körpers, im Parenchym, unmittelbar unter der dorsalen Körpermuskulatur befindet sich, in kleinen rundlichen Häufchen angeordnet, das Rückenpigment; in der Geschlechtsregion tritt es besonders reichlich auf. In geringer Menge ist es auch im Parenchym über der ventralen Körpermuskulatur vorhanden.

Auffallend ist bei dieser Art der Bau des männlichen und weiblichen Begattungsapparates, und zwar: an ersterem das Vorhandensein zweier accessorischer Drüsen (zum ersten Male bei Polycladen beobachtete Erscheinung) und der paarigen Samenblasen; an letzterem das Auftreten eines Organes, das von LAIDLAW als Bursa copulatrix beschrieben wurde (10, p. 286; 12, p. 6). Auf Grund der zwei letztgenannten Merkmale im Bau der Begattungsapparate hat LAIDLAW eine neue Planoceriden-gattung begründet, in welche auch unser Tier sich einreihen läßt.

Die männliche Geschlechtsöffnung ist nur auf den Schnitten zu sehen. Sie liegt 12 mm von dem hinteren Körperende entfernt, also fast an der Grenze des zweiten und letzten Körperdrittels. Sie führt in einen großen cylindrischen Begattungsapparat, der den ganzen Raum zwischen Bauch- und Rückenseite des Körpers einnimmt. Der anfänglich enge Kanal, welcher das Antrum masculinum darstellt und mit hohem cylindrischen Flimmerepithel ausgekleidet ist, erweitert sich zu einem cylindrischen Raum, zum eigentlichen Penis (Fig. 8). Dessen Epithel bildet die nach hinten gerichteten Chitinstacheln, die im hinteren, weiteren Teil bedeutend zahlreicher und größer sind als im vorderen verengten Abschnitt; der letztere geht in einen kurzen Ductus ejaculatorius über. Der Penis wird noch dadurch verstärkt, daß sich an der Grenze zwischen dem weiten und engen Hohlraum ein großer Chitinzapfen bildet, der frei ins Lumen vorspringt. Die äußere Muskulatur des Penis besteht aus einer sehr schwach entwickelten Längsfaserschicht, deren vorderes Ende in die Muscularis der Körnerdrüse übergeht, das hintere Ende strahlt teils in die Körpermuskulatur, teils in die innere Muskelwand des Penis aus. Die innere, sehr dicke Muskulatur, welche dem Peniskanal anliegt, wird durch die zahlreichen verfilzten Längs-, Radiär- und namentlich Zirkulärfasern gebildet. Die äußere und innere Muskulatur werden in der vorderen Hälfte des Penis voneinander durch einen Zwischenraum getrennt, welcher wahrscheinlich mit einer Flüssigkeit gefüllt ist. Der Bau des Kopulationsorgans zeigt,

daß es bei der Funktion zweifellos vorgestülpt werden muß; dabei treten sein großer Chitinzapfen und die, den Peniskanal auskleidenden Stacheln an die Außenfläche. Die dicht vor dem Penis liegende Körnerdrüse stellt ein großes rundes, mit schwach entwickelter Muskulatur versehenes Organ dar. Ihr muskulöser kurzer, mit einem kubischen Epithel ausgekleideter Ausführungsgang ist eine unmittelbare Fortsetzung des Ductus ejaculatorius. Die verfilzte Muskulatur der Körnerdrüse gehört teilweise zur Penismuskulatur. Das Epithel der Drüse ist hoch und springt mit verschiedenartigen, unregelmäßigen Wülsten und Falten in das Lumen vor, so daß das letztere fast ganz von den Falten und einem Sekret ausgefüllt erscheint. Extrakapsuläre Drüsen sind vorhanden, ich konnte aber ihre Ausführungsgänge nicht finden. Die zwei sehr großen, jederseits der Körnerdrüse im Seitenfelde liegenden Samenblasen sind Anschwellungen der terminalen Teile der Vasa deferentia (Fig. 2, Taf. VII; Fig. 1, Taf. XI). Ihre Wände bildet dünne verfilzte Muskulatur. Die Innenfläche ist mit plattem Epithel bedeckt. Unmittelbar vor ihrem Eintritt in die Körnerdrüse vereinigen sich ihre Ausführungsgänge zu einem gemeinsamen Kanal, welcher in den hinteren Teil dieser Drüse ventral einmündet.

Unsere Art zeigt eine bei den Polycladen sonst unbekannte, ganz allein dastehende Besonderheit des männlichen Begattungsapparates, nämlich: zwei Drüsen, die ich als accessorische Drüsen des männlichen Begattungsapparates bezeichne. Dieselben scheinen Ausstülpungen des Antrum masculinum zu sein. Es sind nicht große Organe, welche bei der neucaledonischen Varietät von rundlicher Gestalt sind (Fig. 4). Eine der Drüsen ist eine Ausstülpung der Vorderwand, die andere der Hinterwand des Antrum (Fig. 9). Bei der neubritannischen Varietät sind sie von mehr ellipsoider Gestalt (Fig. 5) und öffnen sich beide ins Antrum masculinum von der Vorderwand aus. Das Lumen der Drüse ist von sehr hohen Drüsenepithelzellen ausgekleidet. Die Zellengrenzen sind nicht zu sehen; ihre Kerne liegen an der Basis. Das cylindrische Epithel ihres Ausführungsganges setzt sich in das des Antrum masculinum fort. Die ziemlich dicke Wandung der Drüse besteht aus zahlreichen Drüsenzellen, welche, im ganzen genommen, das Aussehen einer feinkörnigen, schwach lichtbrechenden und von engen Spalten durchsetzten Masse haben. Wenige Kerne liegen in der Masse zerstreut. Die Ausführungsgänge dieser Drüsenzellen konnte ich nicht finden. Wahrscheinlich durchbohren sie die Membran, welche dem das Lumen begrenzenden Drüsenepithel

aufsitzt, und treten zwischen den Epithelzellen hindurch zum Lumen der Drüse. Ueber den feineren Bau dieser Drüsenzellen kann ich nichts Näheres angeben, außer daß sie dem Drüsenepithel in der körnigen Beschaffenheit des Protoplasmas und dessen schwachem Lichtbrechungsvermögen ähnlich sind. Die Drüse besitzt keine eigene Muskulatur, sie wird von Penismuskulatur umgeben, durch deren Kontraktion offenbar das Sekret aus der Drüse herausgepreßt und dem Samen im Antrum masculinum beigemischt wird. Ihre physiologische Bedeutung ist mir nicht bekannt.

Die Samenleiter sind anfänglich geknäuelte und im weiteren Verlaufe stark gewundene Gänge. Sie beginnen auf der Höhe der Samenblasen; hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung gehen sie ineinander über.

Es ist sonderbar, daß bei 4 von den 5 auf Schnitten untersuchten Exemplaren sich eine große Anhäufung von Sperma im Parenchym findet, und zwar bei einigen Tieren vor den Samenblasen und dem vorderen Ende der Samenleiter, bei den anderen seitlich oder auch hinter denselben. Nur bei einem fünften, aufgehellten, nur äußerlich untersuchten Exemplar scheint das Sperma nicht vorhanden zu sein. Bei der hier behandelten Form findet es sich (Fig. 7) in einer großen Menge, die teils von einem verdickten Rand des Körperparenchyms begrenzt ist, teils darin ganz frei liegt. Das in dem Körperparenchym liegende Sperma kommuniziert mit dem des Samenleiters und der Samenblase durch eine Oeffnung an der Uebergangsstelle beider. Obwohl die Epithelzellen an den Rändern dieser Oeffnung unbeschädigt zu sein scheinen, glaube ich, daß die einzige Erklärung dieser Erscheinung in einer mechanischen Schädigung der Samenleiter oder -blasen zu suchen ist, indem durch Kompression oder irgend eine andere Ursache das Sperma ausgepreßt wurde. Es ist zwar sonderbar, daß eine derartige zufällige Erscheinung bei 4 von den 5 untersuchten Exemplaren auftritt, aber jede andere Erklärung — z. B. daß fremdes Sperma durch eine Wunde eingetreten sei — ist unhaltbar, weil dabei die oben genannten Oeffnungen unerklärt blieben.

Der weibliche Geschlechtsapparat war bei diesem Tiere noch nicht zu voller Reife gelangt, wie aus der mangelhaften Ausbildung der Ovarien und Schalendrüsen hervorgeht. Die Uteri sind infolge des Fehlens eines Inhaltes eng. Bei den neubritannischen Tieren, wo die Uteri voll von Eiern sind, umschließen sie den Pharynx, verzweigen sich hinten und münden gesondert in den Eiergang ein.

Die eigentümliche Differenzierung des weiblichen Geschlechtsapparates besteht, wie schon erwähnt wurde, in der Ausbildung der Bursa copulatrix, welche eine Ausstülpung des Eiergangs zu sein scheint.

Die Lage der weiblichen Oeffnung erkennt man erst an den Schnittpräparaten. Sie liegt etwa $1\frac{1}{2}$ mm hinter der männlichen. Die Oeffnung führt in ein Antrum femininum. Dieses setzt sich in einen sehr muskulösen Schalendrüsengang fort, der nach vorn bis zum hinteren Penisende verläuft. Die Schalendrüsenzellen sind nur auf dem vorderen und hinteren Ende desselben entwickelt. Deshalb kann man hier das schöne kubische Epithel unterscheiden, welches auf der ventralen Seite viel höher als auf der dorsalen ist. Der Schalendrüsengang gabelt sich in 2 Aeste. Der eine — Bursa copulatrix (Fig. 3, Taf. VII; Fig. 2, Taf. XI) verläuft etwas seitlich vom Penis nach vorn, beinahe bis zu dessen vorderem Ende. Diese Bursa stellt ein dickes, muskulöses, eiförmiges Organ dar, dessen stumpfes Ende nach vorn gerichtet ist. Die verfilzte Muscularis der Bursa copulatrix ist sehr stark ausgebildet. Die zahlreichen Kerne liegen zerstreut zwischen den Muskelfasern und scheinen dem Bindegewebe anzugehören. Die Innenfläche der Bursa copulatrix ist in zahlreiche Falten gelegt. Sie ist von einer stark lichtbrechenden Membran, die sich mit Pikrinsäure intensiv gelb, mit Säurefuchsin rot färbt, begrenzt. Ich konnte darin keine Kerne finden. Doch ist sie wahrscheinlich ein äußerst niedriges Plattenepithel mit ganz platt gedrückten und deshalb schwierig auffindbaren Kernen. Der andere Ast, welcher von dem Schalendrüsengang nach hinten geht und eine dorsale Lage einnimmt, ist ein muskulöser, langer Eiergang, der mit hohem, cylindrischem Flimmerepithel ausgekleidet ist. Ungefähr am Ende seines ersten Drittels münden in ihn die beiden hinteren Enden der Uteri gesondert ein. Der Eiergang setzt sich hinter der Geschlechtsöffnung in eine lange accessorische Blase fort. Das Epithel derselben besteht aus äußerst hohen schmalen cylindrischen Zellen, die mit Cilien ausgerüstet sind.

Aus der oben gegebenen Beschreibung geht hervor, daß unser Tier eine gemischte Form zwischen den Planoceriden der Gruppen A und B darstellt, da es die Charakterzüge der beiden Gruppen in sich vereinigt. Von diesen, sogar von sämtlichen Polycladen, unterscheidet es sich durch den Besitz der accessorischen Drüsen im männlichen Begattungsapparate. Das eigentümliche Verhalten der Bursa copulatrix, welche mit derjenigen anderer Planoceriden

nicht homolog zu sein scheint, finden wir nur bei der Gattung *Paraplanocera* (10, p. 286; 12, p. 6), in welcher letztere auch unser Tier sich einreihen läßt. Es unterscheidet sich aber von allen drei Arten derselben vor allem durch das Vorhandensein der accessorischen Drüsen im männlichen Apparate. Die anderen weniger wichtigen Unterscheidungsmerkmale sind folgende:

Die Augenstellung ist eine andere; der Penis besitzt bei *Paraplanocera laidlawi* einen chitinigen Zapfen, bei anderen Arten 2 Falten. Der Schalendrüsengang ist bei unserem Tiere lang, muskulös und verläuft im Körper horizontal weit nach vorn; bei den anderen Arten bildet er eine nicht sehr große Erweiterung über dem Antrum.

Die neucaledonischen Varietäten weichen von der *Paraplanocera laidlawi* in den Größenverhältnissen der Organe ab; der Pharynx ist kürzer, die accessorische Blase viel breiter; bei einem Exemplare hat der Penis 2 von einem Chitinrand umsäumte Falten (wie bei *Paraplanocera longi*); die Zahl der Augen und besonders der Gehirnhofaugen ist viel geringer.

***Planocera discoidea* (WILLEY).**

Taf. VII, Fig. 10—15; Taf. VIII, Fig. 1—3; Taf. XI, Fig. 3.

2 Tiere wurden am 27. Mai 1895 von WILLEY unter einem vulkanischen Gesteinsblock gesammelt, auf dessen Oberfläche Schwämme und Korallen wuchsen; Südwestküste von Rakaja, 2—3 Fuß tief bei niedrigem Wasserstand.

Nach WILLEYS Notizen ist ein Exemplar 68 mm lang und 42 mm breit; das andere 75 mm lang und 36 mm breit. Weiter heißt es:

„Female aperture is 22 mm from posterior end — tentacles same from anterior end — acute, pellucid.“

„Dorsum with scattered nodal dark brown spots.“

„Margin of body always sinuous, — pellucid lighter than towards centrum.“

„7—8 intestinale diverticula on each side.“

„Dull greyish, white colour, seen from below.“

Die ausführlichere Beschreibung des lebenden Tieres unter dem Namen *Planocera discoidea* wurde von WILLEY in Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. XXXIX, 1896, p. 145 gegeben. Zu dieser Beschreibung füge ich noch diejenige der äußeren Formverhältnisse der konservierten Tiere und eine Darstellung der inneren Organi-

sation derselben, die sich aus einer Untersuchung von Schnitten ergab, hinzu.

Die beiden Spiritusexemplare sind sehr kontrahiert. Ihre Länge beträgt 40 und 43 mm, die Breite 25 und 30 mm. Der Erhaltungszustand des einen Tieres ist, mit Ausnahme einer Region des weiblichen Geschlechtsapparates, im allgemeinen gut. Das andere Tier ist stark beschädigt, doch konnte es zur Kontrollierung des ersteren und zur Untersuchung des weiblichen Geschlechtsapparates verwendet werden. Die Form des Körpers ist oval, vorn und hinten gleich abgestumpft. Der Körperrand ist in viele Falten gelegt. Die Farbe ist dunkelgrau, beinahe schwarz, die gleiche auf der Rücken- und Bauchseite. Von den Zeichnungen des lebenden Tieres sind hier keine Spuren erhalten. Infolge einer starken Entwicklung des Pharynx und des Geschlechtsapparates ist das Mittelfeld in seiner ganzen Länge stark verdickt, so daß ein ausgebildetes Exemplar in der Mitte 3mal dicker ist als am Rande. Die äußere Untersuchung ist infolge sehr dunkler Färbung ziemlich resultatlos. Man sieht 11 mm vom vorderen Körperrande, also am Ende des ersten Körperviertels, 2 spitze und ziemlich hohe Nackententakel, welche 1 mm voneinander entfernt sind. Auf der Bauchseite 10 mm vom hinteren Körperrande, also anfangs des letzten Körperviertels, kann man die weibliche Geschlechtsöffnung erkennen. Sie liegt in der Mitte eines sehr derben muskulösen Organes, welches, wie die Schnitte zeigen, eine stark entwickelte Bursa copulatrix darstellt. Die männliche Geschlechtsöffnung, die Tentakel- und Gehirnhofaugen sind nur auf den Schnitten zu sehen.

Das Gehirn liegt ziemlich weit vom Vorderende, es hat die Form eines dorso-ventral abgeplatteten Ellipsoides. Ueber der vorderen Hälfte des Gehirns an der Austrittsstelle der Sinnesnerven befindet sich eine Ansammlung von Kernen, die sehr stark ausgeprägt ist.

Die großen, wohlentwickelten Tentakelaugen liegen, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt, an der Basis der Tentakel und etwas im Inneren derselben. Zwei längliche Gruppen von Gehirnhofaugen (Fig. 2, Taf. VIII), welche wenig zahlreich und viel kleiner sind, erstrecken sich weit nach vorn und hinten über das Gehirn hinaus. Die Pharyngealtasche ist nicht sehr lang; sie nimmt etwas weniger als $\frac{1}{3}$ der Körperlänge ein und endet dicht vor dem männlichen Begattungsapparate. Sie besitzt 7—8 ziemlich tiefe Seitenausbuchtungen für einen dünnwandigen Pharynx,

der in große Falten gelegt ist. Der äußere Mund liegt in der Mitte des Körpers und dem Hinterende der Pharyngealtasche sehr genähert. Aus ihm ragen die Falten des Pharynx etwas heraus. Der Darmmund ist weit geöffnet und liegt fast über dem äußeren Munde. Der Hauptdarm erstreckt sich nach hinten und vorn nicht über die Tasche hinaus; sein vorderer Ast ragt etwas weiter vor als das Gehirn. Die Darmäste bilden ein dichtes Netz von Anastomosen im ganzen Körper.

Die männlichen Keimdrüsen behalten ihre gewöhnliche ventrale Lage bei. Die Anordnung der weiblichen Keimdrüsen weicht von dem normalen Typus ab, indem wir sie außer auf der Rückenseite auch noch auf der Bauchseite, nur in viel geringerer Anzahl, finden, dabei kommen sie zwischen die Hodenschicht und die ventrale Körpermuskulatur zu liegen (Fig. 1, Taf. VIII). In dieser Beziehung erinnert *Planocera discoidea* an einige *Stylochus*-arten, bei welchen während der Reife die Ovarien aus der dorsalen Lage ventralwärts wandern. Die Uteri sind auffallend weit und dicht mit Eiern gefüllt, in welchen man ganz deutlich Kernteilungsfiguren erkennen kann. Die Uteri erreichen das vordere Ende der Pharyngealtasche, schließen sich aber nicht über derselben zusammen. Die hinteren Enden der Uteri vereinigen sich zu einem gemeinsamen Kanal und treten bald darauf in den Eiergang ein. Die weiten, sehr gewundenen Samenkanäle erstrecken sich nach vorn bis in die Mundgegend. Ihre hinteren Aeste konvergieren gegen die Mittellinie des Körpers in der Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung, gehen aber nicht ineinander über.

Der männliche und weibliche Begattungsapparat sind im allgemeinen nach dem Typus der Planoceriden von der Gruppe A gebaut, doch zeigen sie einige Eigentümlichkeiten, wie das aus dem Längsschnitte (Fig. 14, Taf. VII) und aus der schematischen Darstellung (Fig. 15, Taf. VII) zu sehen ist. Die Besonderheit des Penis besteht in dem Vorhandensein dreier großer Chitin-gebilde auf der äußeren Wand des Penis. Der weibliche Apparat zeichnet sich durch eine besonders stark entwickelte Bursa copulatrix, Bursascheide und enge perlschnurartige accessorische Blase aus (Fig. 3, Taf. XI). Die männliche Geschlechtsöffnung liegt 2—2½ mm von der weiblichen entfernt. Sie führt in ein geräumiges Antrum masculinum, wohin das hintere Ende des Penis hineinragt (Fig. 1, 3, Taf. VIII; Fig. 3, Taf. XI). Der letztere hat eine birnförmige Gestalt und nimmt den ganzen Raum zwischen der ventralen und dorsalen Körperwand ein. Der ganzen Länge

nach ist er von einem horizontal verlaufenden Kanal durchzogen. Derselbe hat in der hinteren Hälfte die Form eines ziemlich weiten Cylinders, welcher durch eine von der Ventralwand des Penis in sein Lumen hineinspringende Längsfalte verengt wird. Der Kanal ist mit Chitinstacheln ausgekleidet, die sich auf die in das Antrum masculinum hervorragende äußere Wand des Penis fortsetzen. Die Stacheln sind groß, spitz (Fig. 11, Taf. VII) und auf der äußeren Peniswand nach vorn, im cylindrischen Raum nach hinten gekrümmt. Ihre Wandungen bestehen aus Chitin und enthalten im Innern feinkörniges Protoplasma, in welchem ich keine Kerne finden konnte. Die Stacheln stehen im Zusammenhang miteinander, indem sich die vordere Wand des einen in die hintere des nächststehenden fortsetzt. Das vordere Ende des cylindrischen Raumes hat die Form eines abgestumpften Kegels, der sich in den Ductus ejaculatorius fortsetzt. Ein interessantes Element des Kegels bilden die im ganzen Umkreis liegenden Penisdrüsen (Fig. 3, Taf. VIII; Fig. 10, Taf. VII). Diese sind epithelartig angeordnete, birnförmige, ziemlich große Drüsenzellen, welche mit breiten und langen Ausführungsgängen in das Lumen des Penis münden. Die Drüsenzellen haben sehr verdickte, chitin-ähnliche Wandungen; in ihrem körnigen Protoplasma lassen sich keine Kerne nachweisen. Sie scheinen das Chitinsekret zu produzieren, welches aus gröberen, stark lichtbrechenden, sich mit Boraxkarmin intensiv rot färbenden Körnern besteht. Andererseits erscheint es in Form von langen, haarförmigen Fäden, welche sich aus den Drüsen in das Penislumen hineinziehen und hier miteinander verschmelzen, was auf seine klebrige Beschaffenheit deutet. Die physiologische Rolle dieses Sekretes ist mir unbekannt. Wahrscheinlich wird es sich dem Samen im Penis beimischen und ihm in irgend einer Weise dienen. Eine weitere Eigentümlichkeit des Penis bilden 3 ziemlich große chitinige Gebilde, welche eine Modifikation von Stacheln zu sein scheinen. Alle drei liegen in gleicher Höhe in der äußeren Wand des Organes auf der Grenze zwischen diesem und dem Antrum masculinum (Fig. 14, Taf. VII), wobei das eine dorsal, die anderen zwei ihm gegenüber ventral liegen; die ventralen stehen aber etwas auseinander (Fig. 6). Sie haben die Gestalt eines Cylinders (Fig. 8), der an seinem freien Ende kleine Zähnen trägt. Das entgegengesetzte Ende ist in die äußere Längsmuskulatur des Penis eingesenkt. Jedes dieser Gebilde scheint ein Kutikularprodukt von einigen Epithelzellen zu sein. In ihrer Struktur stimmen sie mit den Stacheln überein, nur das stark

lichtbrechende Protoplasma ist hier grobkörniger als bei den Stacheln. Diese Gebilde erinnern an die chitinigen „hooks“ bei *Planocera armata* (10, p. 284) und *Planocera grosslandi* (13, p. 100). Die Muskulatur des Organs ist auch sehr stark entwickelt. Die äußere Muskulatur besteht aus mächtig ausgebildeten Längsmuskelfasern, von welchen man gleichsam 2 Lagen unterscheiden kann (Fig. 13, Taf. VII). Die eine nach außen liegende ist sehr kompakt und die andere innere viel lockerer. In den Zwischenräumen der letzteren ist ein Bindegewebe mit Kernen eingeschlossen. Die innere Muskulatur besteht aus einer dem Kanal anliegenden diagonalen Muskelfaserschicht und einer nach außen davon liegenden, schwach entwickelten Längsmuskelschicht. Die innere Muskulatur geht vorn und hinten in die äußere über. Dazu kommt noch eine besonders stark entwickelte Radiärmuskulatur, die, in große Bündel vereinigt, sich im Hohlraume zwischen den beiden Muscularibus befindet und einerseits an der äußeren Muscularis, andererseits an der inneren sich ansetzt.

Der Bau des Kopulationsorgans zeigt, daß es bei seiner Funktion vorgestülpt werden muß, dabei wird sein vorderes, in den Ductus ejaculatorius übergehendes, mit den Penisdrüsen ausgekleidetes kegelförmiges Ende zur Spitze; sein entgegengesetztes Ende wird zur Basis. Die Stacheln kommen an die Außenfläche zu liegen. Die Hauptrolle beim Ausstülpen spielt die äußere Längsmuskulatur; als Retraktoren dienen die Radiärmuskeln.

Dicht vor dem Kopulationsorgan liegt eine große muskulöse Körnerdrüse. Ihre äußere Wand wird von Muskeln gebildet, die eine Fortsetzung der äußeren Penismuskulatur sind. Große Drüsenepithelfalten springen in das Lumen vor, wie es bei *Stylochus neapolitanus* und *Planocera armata* der Fall ist. Der kurze Ausführungsgang der Drüse ist von einem platten Flimmerepithel ausgekleidet und mündet, zusammen mit dem Ausführungsgang der Samenblase, in das vordere Ende des Ductus ejaculatorius ein. Unter der Körnerdrüse und dicht hinter dem Pharynx liegt eine langgestreckte muskulöse Samenblase, deren Wand aus einer verfilzten Muskulatur gebildet ist. Das gemeinsame Endstück von beiden Vasa deferentia mündet ungefähr in das vordere Ende der Samenblase von ihrer ventralen Seite ein.

Der weibliche Begattungsapparat wird aus Fig. 1, Taf. VIII; Fig. 3, Taf. XI ersichtlich. Die Geschlechtsöffnung, welche ungefähr auf der Grenze des dritten und letzten Körperviertels liegt, führt in einen Vorraum, welcher nach Analogie mit der Penis-

scheide als Bursascheide bezeichnet werden kann. Das Körper-epithel und die Körpermuskulatur setzen sich in dieselbe fort. In diesen Raum springt mit ihrem freien Ende eine Bursa copulatrix vor. Dieselbe stellt ein dick muskulöses hakenförmiges Organ dar, dessen Innenfläche in vielfachen Falten vorspringt und von einem äußerst flachen Plattenepithel ausgekleidet ist, während die mächtig entwickelte Muskulatur vorwiegend aus Zirkulär-muskelfasern besteht. Der Kanal dieser Bursa verläuft zuerst senkrecht zur Längsachse des Körpers und dann median nach vorn bis zu ihrem vorderen Ende; hier biegt er um und läuft noch ein kurzes Stück innerhalb der Muscularis nach hinten, dann erst nach dem Austritte aus derselben macht er eine Umbiegung nach vorn und setzt sich gleich darauf in einen Schalendrüsengang fort. Dieser geht dorsalwärts und nach vorn und streckt sich etwas über die männliche Geschlechtsöffnung hinaus. Er ist in zahlreiche Schalendrüsen eingebettet, die in seiner Umgebung tief im Körperparenchym liegen und in ihn einmünden. Der Schalendrüsengang setzt sich in einen, mit cylindrischem Flimmerepithel ausgekleideten Eiergang fort, in dessen Anfangsstelle ein gemeinsames Endstück der beiden Uteri mündet. Der Eiergang endet mit einer über der Bursa copulatrix gelegenen engen accessorischen Blase, welche mit einem cylindrischen Flimmerepithel bedeckt ist. Sie ist mit 4 schwachen Einschnürungen versehen, welche ihr ein perlschnurartiges Aussehen verleihen und wahrscheinlich auf dem Vorhandensein von feinen Sphinktermuskeln beruhen.

Das hier besprochene Tier gehört zu den Planoceriden von Gruppe A und stimmt am meisten mit der *Planocera grosslandi* überein (13). Es unterscheidet sich von dieser durch die verschiedene Augenstellung und den Bau des männlichen Begattungsorgans. Die Größenverhältnisse sind auch anders, indem unser Tier fast doppelt so groß ist als die *Planocera grosslandi*. Diese Form wird von WILLEY in seiner oben erwähnten Beschreibung als „*Planocera discoidea*“ bezeichnet (Quart. Journ. Microsc. Sc.).

Stylochus? (*St. cinereus* WILLEY).

Fig. 4, Taf. VIII.

Unter diesem Namen beschreibt WILLEY die Polycladen, welche er 1895 auf einem Steine in der Blanche Bay gefunden hatte; einige Angaben über das äußere Aussehen der Tiere im lebenden Zustande seien hier nach den Notizen WILLEYS angeführt:

„Slaty or ashy colour with slaty black patches all over back, darkest in centro.

Length 24 to 27 mm; width 10 mm.

Margin of body cloudy but light and unpigmented.

Tentakles brownish yellow, covered with eyes and 3,5 mm from anterior margin of body; cerebral eyes extending over proximal portion of outgoing nerves; marginal eyes in anterior region extending back to about the level of the tentacles.

Mouth behind middle of body.

Pharynx plicatus.

Laid irregular patches of eggs in jar on 27. April 1895.“

Dieselbe Schilderung des Tieres gibt WILLEY in Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. XXXIX, 1896, p. 154; hier sind auch 3 Figuren beigegeben, welche sich auf die ausführlicher dargestellte Eiablage beziehen.

Ich füge eine kurze Beschreibung der inneren Organisation des Tieres hinzu nach einem mir vorliegenden jungen, unentwickelten Exemplar, welches in Alkohol konserviert wurde.

Die Länge des Spiritusexemplares ist 19 mm, die Breite 6 mm. Das Tier ist also ziemlich langgestreckt und in der Körpermitte etwas breiter als an den Enden, welche gleich abgerundet sind. Die Konsistenz ist fest. Die Färbung und Zeichnung des lebenden Tieres verliert sich ganz durch die Einwirkung des Alkohols. Das Tier erscheint gleichmäßig schmutzig-grau und nur der Randsaum um den Körper ist etwas heller. Auf der Rückenseite, 3 mm von dem vorderen Körperende entfernt, liegen 2 hohe, ziemlich stumpfe Nackententakel, welche 2 mm voneinander abstehen. Sie sind von ihrer Basis bis zur Spitze mit zahlreichen großen Augen erfüllt (Fig. 4, Taf. VIII). Zwischen und etwas hinter ihnen, ungefähr im Anfange des zweiten Körperviertels, liegt ein großes Gehirn. Die Gehirnhofaugen sind in großer Zahl vorhanden. Sie liegen größtenteils vor dem Gehirn, aber auch sich hinter dasselbe erstreckend. Sie sind nicht deutlich in zwei Gruppen zusammengedrängt. Nach WILLEY erstrecken sich die Randaugen: „back to about the level of the tentacles.“ Meine Untersuchungen des aufgehellten Präparates und der Schnitte haben gezeigt, daß die Randaugen am vorderen Körperende, etwa bis zur Gegend des oberen Pharynxendes, in großer Anzahl vorhanden sind, während sie weiter hinten auf einer kurzen Strecke nur noch vereinzelt angetroffen werden und am hinteren Körperende ganz fehlen. Außerdem befinden sich noch zahlreiche, ziemlich große Augen

zwischen den Gehirn- und Randaugen. Diese sind in viele kleine Gruppen angeordnet, deren jede 3—11 Augen enthält; besonders reichlich bedecken sie die mittlere Partie des vorderen Körperendes.

Der äußere Mund liegt an der Grenze des zweiten und letzten Körperdrittels. Er führt in eine mit seitlichen Ausbuchtungen versehene Pharyngealtasche, deren Länge 10 mm beträgt, also etwas mehr, als die Hälfte der Körperlänge einnimmt. Sie birgt einen stark gefalteten Pharynx, dessen Fältchen ziemlich dünn sind. Der Darmmund ist im Vergleich mit dem äußeren etwas nach hinten gerückt. Der Hauptdarm ist eng, nach vorn zieht er so weit, wie die Pharyngealtasche, hinten ragt er etwas über dieselbe hinaus. Die perlschnurartigen Darmäste teilen sich baumförmig.

Die männlichen Keimdrüsen liegen auf der ventralen Seite des Körpers, aber infolge des Kontraktionszustandes des Tieres sind sie zum Teil zwischen den Darmästen eingekeilt. Die dorsal liegenden Ovarien sind klein, enthalten fast keine reifen Eier und sind in geringer Zahl vorhanden.

Die Lage der Begattungsorgane, welche sich nur in der ersten Anlage befinden, wird durch eine nicht sehr starke Anhäufung von Kernen über der ventralen Körperwand und sehr nahe dem hinteren Körperende markiert.

Von den anderen *Stylochus*-arten unterscheidet sich unser noch unentwickeltes Tier durch seine Körperfärbung.

Würde die Anatomie der Geschlechtsapparate bei diesem Tiere mit derjenigen irgend einer *Stylochus*-art übereinstimmen, so bestände kein nennenswerter Unterschied, der es rechtfertigte, eine neue Art aufzustellen. Da ich aber diese wichtigen Organe nicht untersuchen konnte, so lasse ich die Frage offen, ob hier eine neue Species vorliege.

***Stylochus arenosus* (WILLEY).**

Fig. 5, 6, 7, Taf. VIII; Fig. 4, Taf. XI.

2 Exemplare von diesem Tiere wurden von WILLEY bei Rakaya oder Raluan (Blanche Bay) am 27. April 1895 gefunden.

WILLEY gab eine kurze Beschreibung der lebenden Tiere in Quart. Journ. Micr. Sc. (Vol. XXXIX, 1896, p. 154) und in seinen Bleistiftnotizen unter dem Namen „*Stylochus arenosus*“. Sie lautet:

„*Stylochus arenosus* has a length of 41 to 45 mm and a width of 16 mm; tentacles covered with eyes except the tip, which is

orange-coloured; tentacles 5,5 mm from anterior margin; cerebral and marginal eyes as in *Stylochus cinereus*."

"Margin of body nearly colourless and translucent about twelve pairs of intestinal diverticula."

"*Stylochus arenosus* laid one irregularly contoured plate of eggs on May 6th. The one were arranged in distinct rows, each ovum surrounded by its own proper membran and measuring 9—10 μ ."

Ueber die Färbung des Tieres finde ich in den Bleistiftnotizen folgendes:

"Colour granular or sandy dull; medium brown, semi-opaque. Dorsale surface pitted with black and white pigment spots."

Die Länge der Spiritusexemplare beträgt 23—25 mm, ihre Breite 15—16. Die Körperform ist im Leben lang-oval, im konservierten Zustande kurz-eiförmig, mit stumpfem Vorderende. Die Konsistenz ist eine ziemlich feste, die Durchsichtigkeit eine sehr geringe. Die Farbe ist gleichmäßig gelblich, auf Rücken- und Bauchseite nicht verschieden. Die Zeichnung des lebenden Tieres verliert sich hier vollständig.

Bei der äußeren Untersuchung erkennt man etwa 3—3 $\frac{1}{2}$ mm vom Vorderende, also am Ende des ersten Körperachtels (Fig. 6), 2 stumpfe Nacktentakel, von denen einer eingezogen ist. Diese sind von der Basis bis zur Spitze von zahlreichen Augen erfüllt. Der Abstand zwischen ihnen ist ziemlich groß, er beträgt 2 mm. Zwischen den Tentakeln liegt ein großes Gehirn mit sehr stark ausgeprägten Kernanhäufungen an den Austrittsstellen der Sinnesnerven.

Bei Lupenbetrachtung des aufgehellten Präparates sieht man zahlreiche kleine Gehirnhofaugen, welche sich teils nach hinten und weit nach vorn über das Gehirn erstrecken, wobei sie hinten eine einzige Gruppe bilden. Die kleinen Randaugen, welche nach WILLEY beim lebenden Tiere nur auf dem Vorderende sichtbar waren, sind längs des ganzen Körperrandes vorhanden, wie aus dem aufgehellten Präparate und den Schnitten ersichtlich ist. Diese Augen sind am stärksten am Vorderrande ausgebildet, wo wir sie in 3—4 Reihen angeordnet treffen. Am Rande des ersten Drittels des Körpers sind sie noch ziemlich häufig, aber von hier aus nimmt ihre Zahl nach hinten allmählich ab, so daß sie am hinteren Körperrande nur noch vereinzelt anzutreffen sind. Außerdem finden sich noch die regellos zerstreuten Einzelaugen zwischen den Rand- und Gehirnhofaugen (Fig. 6, Taf. VIII).

Die Mundöffnung (Fig. 5, Taf. VIII) liegt etwas vor der Mitte des Körpers und näher dem Vorderende der Pharyngealtasche; der Darmmund beinahe über dem äußeren. Die Pharyngealtasche ist mit tiefen Seiten- und diese ihrerseits sind mit Nebenausbuchtungen versehen. Ihre Länge beträgt $13\frac{1}{2}$ —14 mm, nimmt also mehr als die Hälfte der Körperlänge ein. Der krausenförmige, dünnwandige Pharynx ist äußerst stark gefaltet. Der Hauptdarm ist eng; er ragt hinten etwas über die Pharyngealtasche hinaus und erstreckt sich nach vorn bis zum Vorderende derselben. Der vordere Darmast reicht nicht weit über das Gehirn hinaus; 11—12 Darmwurzeln gehen vom Hauptdarm ab.

Die beiden Geschlechtsöffnungen liegen dicht nebeneinander in einer grubenförmigen Vertiefung der Körperwand (Fig. 5, Taf. VIII; Fig. 4, Taf. XI), so daß man bei äußerer Untersuchung nur eine einzige Oeffnung erkennen kann. Diese ist dem Hinterende des Körpers sehr genähert, ihr Abstand von demselben beträgt nur etwa $2-2\frac{1}{2}$ mm.

Der männliche Begattungsapparat zeigt eine sehr weitgehende Uebereinstimmung mit demjenigen bei *Stylochus neapolitanus* und *pilidium*.

Die männliche Geschlechtsöffnung führt in eine nicht geräumige Penisscheide, in welche ein nach hinten gerichteter, muskulöser, konischer, nicht bewaffneter, ziemlich stumpfer und kurzer Penis hineinragt. Die langgestreckte große Körnerdrüse nimmt dieselbe dorsale Lage wie bei *Stylochus neapolitanus* ein, aber ihr Bau ist abweichend (Fig. 7, Taf. VIII; Fig. 4, Taf. XI). Sie ist nicht, wie bei der letztgenannten Art, durch die dem Zentralkanal parallelen Drüsenkanäle in Fächer geteilt. Bei unserem Tier springt das hohe Drüsenepithel in zahlreichen, hintereinander liegenden Ringfalten in das Lumen vor. Die Falten stehen fast senkrecht zum Zentralkanal der Körnerdrüse, der seinerseits die ganze Drüse durchzieht und direkt in den Ductus ejaculatorius übergeht. Rings um die Drüse liegen zahlreiche extrakapsuläre Drüsenzellen, deren Ausführungsgänge in Bündeln die Längsmuskulatur der Drüse durchsetzen. Die stark muskulöse, langgestreckte, am blinden Ende bedeutend erweiterte Samenblase liegt, wie bei *Stylochus neapolitanus*, ventralwärts von der Körnerdrüse und mündet mit ihrem muskulösen Ausführungsgang in den Ductus ejaculatorius ein. Ihre Muskulatur setzt sich aus verfilzten Längs-, Ring- und Radiärfasern zusammen. Die beiden Vasa deferentia münden getrennt ungefähr an der Grenze des verdickten und

dünnen Teils der Samenblase, und zwar an der Ventralseite. Bald nach dem Austritt aus der Samenblase biegen sie nach vorn und gehen in die großen Samenleiter über. Diese sind gewundene, weite, neben der Pharyngealtasche verlaufende Kanäle, die sich vorn etwas über die Mundgegend hinaus erstrecken. Hier biegen sie um, verengern sich, laufen schwach gewunden zurück und enden, bevor sie die Samenblase wieder erreichen.

Der weibliche Geschlechtsapparat ist bei diesem Tier noch nicht zur Reife gelangt. Die Ovarien finden sich in geringer Anzahl und sind sehr klein; die Uteri sind ganz enge, beinahe solide Stränge; die Schalendrüsenzellen sind nur in erster Anlage vorhanden. Beim anderen Exemplar ist der weibliche Apparat völlig geschlechtsreif. Er ist ganz einfach gebaut und stimmt mit demjenigen der Gattung *Stylochus* überein, indem die Bursa copulatrix und die accessorische Blase fehlen (Fig. 4, Taf. XI). Er besteht aus einem von der weiblichen Geschlechtsöffnung nach oben aufsteigenden Schalendrüsengang, in welchem Ausführungsgänge der zahlreichen Schalendrüsenzellen einmünden und einem vom Schalendrüsengang nach hinten verlaufenden, kurzen und engen Eiergang. In das hintere Ende des letzteren münden die beiden Uteri. Sie stellen weite Kanäle dar, welche sich nach vorn zum Vorderende der Pharyngealtasche erstrecken, sich aber hier nicht vereinigen. Die Ovarien liegen übereinander geschichtet auf der Dorsalseite des Körpers.

Nach seiner Organisation gehört das Tier zur Gattung *Stylochus*; doch unterscheidet es sich von anderen *Stylochus*-arten durch die abweichende Form und den Bau der Körnerdrüse, sowie durch die besondere Färbung des lebenden Tieres. Dazu kommt noch der viel längere Pharynx, sowie die bedeutend größere Zahl der Darmwurzeln, hier sind es 11—12, bei den anderen Arten 6—7.

Auf Grund dieser Unterschiede betrachte ich dies Tier als eine neue Art.

***Notoplana Willeyi* n. sp.**

Taf. VIII, Fig. 8, 9; Taf. XI, Fig. 9.

2 Exemplare dieser Art sind von WILLEY am 21. April 1895 bei Rakaija (Blanche Bay) an der Küste gefunden worden.

Nach seinen Bleistiftnotizen ist ein lebendes Tier 32 mm lang und 12,5 mm breit; die Länge des anderen beträgt 27 mm.

Weiter heißt es: „Colour dark, smoky-brown — somewhat darker in centro.“

„Tentacles nuchal, blunt, white, 5 mm from anterior margin, non retracted or only slightly.“

„No marginal, nor cerebral eyes.“

„Intestinales rami numerous (12 or more). Os medium.“

„Genital orifice remote from posterior end and from each other.“

Die Länge der Spiritusexemplare beträgt 18—20 mm, die Breite 7—8 mm. Beide Tiere waren sehr beschädigt. Das eine wurde nur auf die Lage der Geschlechtsöffnungen, der Keimdrüsen, des Pharynx und des Hauptdarmes untersucht, von den anderen Organen konnte man nichts erkennen. Das andere größere Tier war, mit Ausnahme der vorderen und hinteren Randpartien, blasenförmig angeschwollen, eine Erscheinung, welche offenbar durch eine Reaktion beim Tode des Tieres hervorgerufen wurde. Infolgedessen ist die Lage der meisten Organe bei diesem Tiere stark modifiziert. Die Pharyngealtasche ist zerrissen, der Pharynx, die Uteri, die Darmwurzeln sind ganz aus ihrer normalen Lage gebracht und durcheinander gepreßt. Glücklicherweise ist der Bau der Geschlechtsapparate gut erkennbar, nur die Lage des männlichen Apparates ist ziemlich verändert, indem derselbe dorsalwärts und nach vorn verschoben ist. Unter diesen Verhältnissen könnte es zweifelhaft sein, ob das Tier sich mit einiger Sicherheit bestimmen läßt. Doch scheint es mir möglich, durch Untersuchung der beiden Tiere unter gegenseitiger Kontrolle der Befunde eine sichere Vorstellung über die wichtigsten Punkte der Anatomie zu gewinnen und nach diesen Angaben das Tier wieder zu erkennen.

Die Farbe der Spiritusexemplare ist gleichmäßig braungelb ohne jede Zeichnung. Die Form ist länglich-oval. Der Vorderrand ist abgerundet, der hintere etwas zugespitzt im Gegensatz zum lebenden Tiere, wo die beiden Ränder abgestumpft sind.

Bei äußerer Untersuchung kann man 4 mm vom Vorderrande 2 stumpfe, ziemlich hohe Nackententakel erkennen; sie liegen also beim Spiritusexemplare am Ende des ersten Körperfünftels, beim lebenden Tiere am Ende des ersten Sechstels. Der Abstand zwischen ihnen beträgt $1\frac{1}{2}$ —2 mm. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß sie große Augen tragen. Dieselben liegen an der Basis der Tentakel und in ihrem Innern, wo sie bis an die Spitze reichen. Zwischen den Tentakeln liegt ein großes Gehirn. Die Gehirnhofaugen, welche beim lebenden Tiere nach WILLEY

nicht sichtbar waren, sind, wie das aufgehellte Präparat und die Schnitte zeigen, in großer Anzahl vorhanden (Fig. 9, Taf. VIII). Sie sind in 2 Gehirnhofgruppen angeordnet, welche weit nach vorn und etwas nach hinten über das Gehirn hinausragen. Einzelne Augen finden sich auch seitlich, weit vom Gehirn entfernt.

Der Mund befindet sich etwas vor der Mitte des Körpers und in der hinteren Hälfte der Pharyngealtasche, welche ca. $\frac{1}{3}$ der Körperlänge beträgt und mit vielen tiefen Seitenausbuchtungen versehen ist. Der Darmmund ist gegenüber dem äußeren nach vorn verschoben. Der Hauptdarm ist ziemlich breit, hinten ragt er etwas über die Pharyngealtasche hinaus. Die Zahl der Darmwurzeln ist beim lebenden Tiere als 12 oder mehr angegeben. Bei dem schlechten Erhaltungszustand des Tieres konnte ich sie nicht sicher erkennen; doch scheinen es mir deren nicht mehr als 10—12 zu sein. Der vordere Darmast erstreckt sich nicht weit über das Gehirn hinaus. Die Keimdrüsen behalten ihre normale Lage, indem die Ovarien auf der Dorsalseite des Körpers, die Hoden auf der ventralen liegen.

Die Lage der Geschlechtsöffnungen ist bei beiden Tieren verschieden; bei dem einen liegt die weibliche Geschlechtsöffnung anfangs des letzten Drittels der Körperlänge, bei dem anderen weiter hinten am Anfang des letzten Körperviertels, ein Unterschied, welcher wahrscheinlich durch den verschiedenen Kontraktionszustand hervorgerufen ist. Der Bau des männlichen Begattungsapparates ist bei einem Tier, wie schon oben erwähnt, gut erhalten, nur seine Lage ist etwas verändert. Die männliche Geschlechtsöffnung ist von der weiblichen 2 mm nach vorn entfernt und ist in besonderer Weise zu einem sehr langen röhrenförmigen männlichen Vorraum ausgezogen (Fig. 8, Taf. VIII; Fig. 9, Taf. XI), in welchen sich das Körperepithel und die Körpermuskulatur fortsetzen, und welcher einer Penisscheide der anderen Polycladen entspricht. Ein Kanal war in diesem Vorraum nicht vorhanden, weil die freien Oberflächen des Epithels miteinander völlig verklebt waren. Vielleicht muß dies als eine anormale Erscheinung aufgefaßt werden. Die Ränder der Geschlechtsöffnung des anderen Tieres sind auch etwas nach innen eingestülpt, doch kommt hier kein solches Rohr zu stande, wie es beim ersten der Fall ist. Vom Grunde der Penisscheide springt ein großer, muskulöser, auf seiner Spitze mit einem etwas nach vorn gekrümmten, chitinigen Stilett bewaffneter Penis vor. Das Epithel der Penisscheide setzt sich auf die Außenwand des Penis und von hier in

den Ductus ejaculatorius fort. Die äußere Muskulatur des Penis besteht aus einer nach außen liegenden stark entwickelten Ringfaserschicht und einer inneren viel schwächeren Längsmuskelschicht. Die innere Muskulatur besteht aus einer dem Ductus ejaculatorius anliegenden Längs- und einer äußeren Ringmuskelschicht. Die innere und äußere Muskulatur gehen an beiden Enden des Organs ineinander über. Der Raum zwischen beiden ist von verfilzter Muskulatur erfüllt, in welcher die Zirkulärfasern besonders reich entwickelt sind. Der Ductus ejaculatorius setzt sich vorn in einen Zentralkanal der Körnerdrüse fort. Das Epithel derselben springt in Form von Drüsenlamellen in ihr Lumen vor und teilt sie ungefähr in 6—8 Fächer. Die Drüsenkanäle sind dem Zentralkanal nicht parallel gerichtet, sondern sie laufen etwas radial und alle vereinigen sich im distalen Ende der Körnerdrüse. Ihre ziemlich stark entwickelte Längsmuskulatur ist von den wenigen Ausführungsgängen der extrakapsulären Drüsen durchsetzt.

Der Bau dieser Drüse erinnert an das entsprechende Organ bei *Leptoplana alcinoi* und *vitrea*, nur die Zahl der Fächer ist verschieden und die Drüsenkanäle bei unserem Tiere verlaufen mehr radial. Sie geht vorn in eine sehr muskulöse, hufeisenförmige Samenblase über, die ventralwärts und nach hinten umbiegt. In ihr vorderes Ende münden getrennt die beiden Vasa deferentia. Von den großen Samenleitern kann ich nichts Bestimmtes mitteilen.

Am weiblichen Begattungsapparat (Fig. 8, Taf. VIII; Fig. 9, Taf. XI) fehlt die Bursa copulatrix; die Geschlechtsöffnung führt unmittelbar in einen sehr langen Schalendrüsengang, welcher von zahlreichen Schalendrüsen umgeben ist. Er setzt sich in einen mit kubischem Flimmerepithel ausgekleideten Eiergang fort. Dieser verläuft nach hinten und endet, noch weit vor der weiblichen Geschlechtsöffnung, mit einer kleinen, runden, accessorischen Blase. Die Innenfläche derselben ist mit kubischem Flimmerepithel ausgekleidet, während sie nach außen von einer äußerst dünnen Muskelschicht begrenzt wird. An der Grenze zwischen dem Eiergang und der accessorischen Blase findet sich die Einmündungsstelle eines engen Kanals, dessen Epithel vollständig mit demjenigen der Samenblase übereinstimmt. Obwohl ich bei dem schlechten Erhaltungszustande dieses Tieres den Kanal nicht bis zu seinem Ende verfolgen konnte, scheint mir derselbe ein gemeinsames Stück der beiden Uteri zu sein, namentlich auch deshalb, weil ich weiter vorn keine andere Einmündungsstelle der Uteri im weiblichen Begattungsapparate gefunden habe. Die Uteri um-

schließen vorn den Pharynx; sie sind mit Eiern erfüllt, welche Kernteilungsfiguren in verschiedenen Stadien zeigen.

Am meisten stimmt unser Tier mit der Planoceragattung *Notoplana* (14) überein, da es im männlichen Begattungsapparate ebenso wie *Notoplana* eine lange röhrenförmige Penisscheide, einen mit Stilett bewaffneten Penis und eine in Fächer geteilte Körnerdrüse besitzt. Auch die ziemlich weit nach vorn gerückte Lage der Tentakel und des Gehirns ist beiden gemeinsam. Von der einzigen Species der Gattung *Notoplana evansii* weicht unsere Art in folgenden Punkten ab: 1) Die Tentakel bei unserem Tiere sind von ihrer Basis bis zur Spitze mit Augen erfüllt. 2) Die Lage der einzelnen Teile des weiblichen Apparates ist eine andere. 3) Es ist eine accessorische Blase vorhanden, die bei *Notoplana evansii* fehlt. 4) Körperform und Färbung der *Notoplana Willeyi* ist abweichend. Der etwas verschiedenen Lage der äußeren Öffnungen kann man kein großes Gewicht beilegen, da sie durch eine Verschiedenheit des Kontraktionszustandes ausreichend erklärt werden kann.

Gestützt auf diese Untersuchungsmerkmale, betrachte ich unser Tier als eine neue Species der Gattung *Notoplana*.

***Leptocera delicata* n. g., n. sp.**

Taf. VIII, Fig. 10, 11; Taf. IX, Fig. 1; Taf. XI, Fig. 7, 8.

Es standen mir nur 3 Exemplare dieser neuen Gattung zur Verfügung, welche von WILLEY am 6. März 1895 bei Barawon (Cap-Schulze in der Blanche Bay) gesammelt wurden.

Es liegen keine Notizen über das lebende Tier vor. Von den 3 Exemplaren ist das eine ein junges Tier, das andere so schlecht erhalten, daß es sogar zur Bestätigung einiger durch die Untersuchung des dritten gewonnenen Resultate nicht verwendet werden konnte. Es bleibt nur ein einziges, histologisch auch schlecht erhaltenes Exemplar, welches nur zur Konstatierung gröberer anatomischer Verhältnisse taugt. Die Länge der äußerst zarten Spiritusexemplare schwankt zwischen 3—7 mm, die Breite zwischen $1\frac{1}{2}$ —3 mm. Die Dicke ist der wechselnden Größe gemäß verschieden, doch im allgemeinen eine sehr geringe, nur in der Region der Geschlechtsorgane erscheint der Körper ziemlich verdickt. Das Tier ist eiförmig, hinten mehr zugespitzt als vorn. Der Körperrand ist ganz glatt. Die Farbe ist eine dunkel-gelbliche, ohne irgend eine Zeichnung.

Bei der äußeren Untersuchung läßt sich, außer drei Oeffnungen, die in einer medianen Linie liegen, nichts erkennen. Sogar die Nackententakel, welche gewöhnlich schon dem freien Auge sichtbar sind, kann man bei diesem Tiere nur auf dem aufgehellten Präparate unter der Lupe unterscheiden. Einer derselben erscheint als ein kurzer, äußerst dünner Fortsatz, während der andere kontrahiert zu sein scheint, indem er eine kleine, kaum sichtbare Papille darstellt. Sie befinden sich am Ende des ersten Körperviertels und sind etwa $\frac{1}{2}$ —1 mm voneinander entfernt. Die mikroskopische Untersuchung des aufgehellten Präparates und der Serie von Längsschnitten zeigt eine eigentümliche Erscheinung, nämlich vollständiges Fehlen der Tentakelaugen. Weder an der Basis der Tentakel, noch in ihrem Innern findet sich eine Spur davon. Die äußerst kleinen (Fig. 10, Taf. VIII) Gehirnhofaugen sind in großer Zahl vorhanden; sie liegen weit vorn, hinten und seitlich vom Gehirn zerstreut und nicht zu zwei Gruppen zusammengedrängt. Das Gehirn ist groß und tief zweiteilig, wie es bei Leptoplaniden zu treffen ist; es liegt etwas hinter den Tentakeln, ungefähr an der Grenze des ersten und zweiten Körperviertels. Die Kernanhäufungen an den Austrittsstellen der Sinnesnerven sind außerordentlich stark entwickelt. Von den Nervensträngen sind die vorderen besonders stark ausgebildet.

Die Pharyngealtasche, deren Länge etwa ein Drittel der Körperlänge beträgt, besitzt keine Seitenausbuchtungen. Der Pharynx stellt eine lange, am freien Rande wenig gekräuselte Falte dar, welche von den Seitenwänden der Pharyngealtasche entspringt. Der äußere Mund findet sich nahe dem Hinterende der Pharyngealtasche, in der hinteren Hälfte des Körpers und ist weit geöffnet, während der Darmmund gegenüber dem äußeren etwas nach vorn gerückt ist. Der Hauptdarm ist eng; nach hinten erstreckt er sich eine große Strecke weit über die Pharyngealtasche hinaus. Den Verlauf der Darmäste und die Zahl der Darmwurzeln konnte ich nicht verfolgen. Der vordere Darmast ragt etwas über das Gehirn hinaus. Im Bau und der Anordnung der männlichen und weiblichen Begattungsapparate (Fig. 1, Taf. IX; Fig. 7, 8, Taf. XI) stimmt dieses Tier am meisten mit den Leptoplaniden und zwar mit der Gattung *Leptoplana* überein: Nur die Lage der beiden Geschlechtsöffnungen ist eine andere, indem sie ganz nahe dem hinteren Körperende und dicht hintereinander liegen.

Der männliche Begattungsapparat liegt weit von der Pharyngealtasche entfernt. Seine äußere Oeffnung führt in ein wenig breites, konisches Antrum masculinum, in welches der nach hinten gerichtete, ziemlich lange, konische, auf seiner ganzen Länge mit einem starken Stilett bewaffnete Penis hineinspringt. Er wird von einem allmählich nach vorn erweiterten Ductus ejaculatorius durchbohrt. Derselbe ist mit einem lichtbrechenden Epithel ausgekleidet, welches im vorderen Ende des Ductus einen drüsigen Charakter annimmt und in das Epithel der Körnerdrüse übergeht. Der Penis setzt sich unmittelbar, und ohne äußerlich von ihr scharf abgesetzt zu sein, in die vor ihm liegende, kleine Körnerdrüse fort. Diese ist von ovaler Gestalt und mit stark entwickelter Muskulatur versehen. Nach innen ist sie von einem einfachen Drüsenepithel ausgekleidet, welches nur an ihrem vorderen Ende in Form zweier Leisten in das Lumen hineinragt. Eine große langgestreckte, mit Einschnürungen versehene Samenblase liegt mit ihrem größeren hinteren Teile unter dem Penis und der Körnerdrüse, und nur der vordere kleinere Teil ragt über diese Organe hinaus. Ihre Muskulatur ist stark entwickelt und besteht aus Längsfasern. Der Ausführungsgang der Samenblase springt in Form einer engen Röhre ins Lumen der Körnerdrüse von ihrem vorderen Ende vor. Die beiden Vasa deferentia münden zusammen ins hintere Ende der Samenblase. Die großen Samenleiter stellen ziemlich weite, am vorderen Ende bedeutend verengte Kanäle dar, welche sich nach vorn etwas über die Mundgegend erstrecken, hinten in die Vasa deferentia übergehen.

Die kleine weibliche Geschlechtsöffnung findet sich dicht hinter der männlichen, so daß ein größerer Teil des weiblichen Begattungsapparates über dem männlichen liegt. Sie führt in ein langes, röhrenförmiges, mit einem kubischen Flimmerepithel ausgekleidetes Antrum femininum, welches nach vorn über dem Penis und dem hinteren Teile der Körnerdrüse verläuft und hier nach hinten umbiegt. Die Umbiegungsstelle ist durch die Einmündungen der wenigen Schalendrüsenzellen zum Schalendrüsengang umgebildet. Dieser setzt sich nach hinten in einen mit schwacher Muskulatur versehenen und von kubischem Flimmerepithel ausgekleideten Eiergang fort. Ungefähr in seiner Mitte empfängt er ein langes gemeinsames Endstück der beiden Uteri. Der Eiergang endet mit einer hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung gelegenen accessoirischen Blase (Fig. 10, Taf. VIII; Fig. 8, Taf. XI). Sie hat eine hufeisenförmige Gestalt, indem jederseits röhrenförmige, nach vorn

verlaufende und an den Enden blasenförmig angeschwollene Ausbuchtungen vorhanden sind. In diesem Merkmale stimmt das Tier mit *Discocelis tigrina* und *Leptoplana subviridis* (19) = *Leptoplana pardalis* (10, p. 288) überein.

Die accessorische Blase hat keine Muskulatur. Ihr Inhalt besteht aus spärlichen, sich fast gar nicht färbenden Sekretkügelchen und Eiern, die häufig dem Epithel dicht anliegen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß dieses Organ als eine Resorptionsstelle der unreifen Eier funktionieren kann, wie das v. STUMMER-TRAUNFELS für die Uterusdrüsen bei *Thysanozoon Brochii* annimmt (23, p. 145).

Den Verlauf der Uteri konnte ich, infolge des schlechten Erhaltungszustandes des Tieres, nicht verfolgen.

Es ist noch zu bemerken, daß ungefähr in der Mitte der Körperlänge, jederseits des Pharynx, ein kleines, rundliches mit, plattem Epithel ausgekleidetes Gebilde (Fig. 10, Taf. VIII) liegt. Nach außen werden seine Wände durch eine dünne, äußerst kompakte Gewebsschicht gebildet, deren Charakter sich nicht näher definieren läßt. Es ist mit einer Masse ausgefüllt, welche den Eindruck von zerfallendem Sperma macht. Von beiden Gebilden geht je ein enger, gerader Kanal nach hinten. Leider war es unmöglich, den weiteren Verlauf und die Einmündungsstelle derselben zu verfolgen. Doch scheint es mir nicht ausgeschlossen zu sein, daß diese Organe zum weiblichen Geschlechtsapparat gehören und zwar die Uterusdrüsen desselben darstellen (wie es unter den Acotylen bei *Schelfordia borneensis* [22, p. 902] der Fall ist).

Unser Tier zeigt Verwandtschaftsbeziehungen zu Planoceriden und Leptoplaniden, indem es spezifische Charakterzüge dieser beiden Familien in sich vereinigt. Es besitzt die Nacktentakel der Planoceriden, aber von allen Gattungen derselben unterscheidet es sich unter anderem durch das Fehlen der Tentakelaugen. In der Lage von Gehirn und Tentakeln und im Bau des Pharynx stimmt es mit der Gattung *Stylochoplana* überein. Die Lage der Geschlechtsöffnungen erinnert an die Gattungen *Stylochus* und *Alloioiplana*.

Andererseits zeigt der Bau der Begattungsapparate eine große Uebereinstimmung mit Leptoplaniden, der männliche mit demjenigen von *Leptoplana alcinoi*, *vitrea*; der weibliche mit *Leptoplana subviridis* = *Leptoplana pardalis*, *Discocelis tigrina*.

Der Besitz der Nacktentakel läßt das Tier in die Familie

der Planoceriden einreihen, es wird aber in keiner der bekannten Gattungen unterzubringen sein. Die Charakteristik der neuen Gattung, die ich für dieses Tier aufstellen möchte, würde folgendermaßen lauten: Planoceriden mit sehr zartem Körper, von eiförmiger Gestalt. Die Nacktententakel ungefähr am Ende des ersten Körperviertels weit voneinander entfernt. Keine Tentakelaugen, weder an der Basis noch im Innern. Die kleinen Gehirnhofaugen nicht zu zwei Gruppen zusammengedrängt. Männlicher Apparat mit Penisstilet, ungesonderter Körnerdrüse, Samenblase. Der weibliche mit hufeisenförmiger accessorischer Blase ohne Bursa copulatrix. Uterusdrüsen? Die Geschlechtsöffnungen dem hinteren Körperende und einander sehr genähert.

Cryptocelis?

Taf. IX, Fig. 2—7.

Zwei Tiere dieser Species stammen von der Isle of Pines (New Caledonia), wo sie von WILLEY im Mai 1895 gesammelt wurden. Die beiden Exemplare sind junge Tiere, bei welchen die Geschlechtsorgane sich nur in der ersten Anlage befinden.

Die Länge der Tiere beträgt 15—18, die Breite 10—11 mm. Die Konsistenz ist eine sehr feste, die Durchsichtigkeit gering; der Rand ist etwas gefaltet. Die Körpergestalt ist länglich-oval, das vordere Ende mehr zugespitzt, das hintere abgerundet. Die Farbe ist weißlich, gleich auf Rücken- und Bauchseite. Bei Lupenbetrachtung des aufgehellten Tieres lassen sich die Augenstellung, der Pharynx und der Mund erkennen. Die Augen kommen in großer Anzahl vor (Fig. 4, Taf. IX). Sie sind längs des ganzen Körperrandes vorhanden, dabei am reichlichsten an den Vorder- und Seitenrändern, wo sie in 2—3 Reihen angeordnet sind, am spärlichsten am hinteren Rande. Die zahlreichen Gehirnhofaugen sind in einer Gruppe zusammengedrängt und liegen über dem Gehirn und ziemlich weit vor und hinter demselben. Tentakelaugen sind nicht vorhanden. Zwischen den Gehirn- und den Randaugen finden sich noch zahlreiche andere, so daß fast das ganze Vorderende des Körpers vor dem Gehirn mit Augen bedeckt ist. Das große Gehirn liegt an der Grenze des ersten und zweiten Körperfünftels.

Der äußere Mund ist am Ende des dritten Körperviertels und in der hinteren Hälfte der Pharyngealtasche, der Darmmund ist gegenüber dem äußeren etwas nach vorn gerückt. Der Haupt-

darm ist eng und lang und erreicht die beiden Enden der Pharyngealtasche; 9—10 Darmwurzeln gehen jederseits von ihm ab. Der vordere mediane Darmast erstreckt sich fast bis zum Vorderende des Körpers. Die Darmäste bilden ein dichtes Netz von Anastomosen, welche gegen die Körperländer viel zarter erscheinen.

Bei der äußeren Untersuchung schimmert auf der Bauchseite ein riesig entwickelter Pharynx als weißliche Masse durch, welcher sich vorn ein flaschenförmiges, mit seinem röhrenförmigen Hals nach vorn gerichtetes Organ anschließt. Vom Grunde dieses Organes ziehen sich zwei tiefe Falten gegen die Körperländer, so daß der Körper an dieser Stelle wie durch eine Furche eingeschnürt erscheint (Fig. 3, Taf. IX).

Die mikroskopische Untersuchung hat gezeigt, daß dieses Organ eine Fortsetzung des Pharyngealapparates darstellt, nur seinem Bau nach unterscheidet es sich von dem übrigen Teil des Pharynx. Die Pharyngealtasche ist sehr geräumig, sie mißt 10 mm und besitzt 9—10 seitliche Aussackungen für den Pharynx. Dieser bildet große Falten von ziemlich bedeutender Dicke, und nur an seinem vorderen Ende erscheint er in Form einer dicken, kompakten Masse, welche 3mal so dick wie die Falten ist, und deren Länge $1\frac{1}{2}$ mm beträgt (Fig. 2, 6, Taf. IX).

In Zusammenhang mit dieser starken Entwicklung des Pharynx ist hier eine eigentümliche Erscheinung zu beobachten: Der Pharynx hat anscheinend nicht genug Platz in der Pharyngealtasche, und infolgedessen ist es gleichsam zur Ausbildung einer Oeffnung gekommen, indem das Diaphragma an einer zweiten Stelle von einer Kommunikation zwischen Darm und Pharyngealtasche durchbrochen wird, und zwar ungefähr da, wo der mediane Darmast vom Hauptdarm abgeht. Durch diese Oeffnung dringt ein Teil des Pharynx in Form eines ziemlich langen Fortsatzes, welcher unmittelbar von der kompakten Pharyngealmasse abgeht, in den vorderen Darmast ein und streckt sich hier etwas über das Gehirn hinaus. Die verdickte Pharyngealmasse mit ihrem Fortsatze stellt eben jenes flaschenförmige Organ dar, welches bei äußerer Untersuchung sichtbar war. Ob die Kommunikationsstelle ein mechanischer Riß oder eine wirkliche Oeffnung ist, konnte ich nicht sicher bestimmen. Zu Gunsten der letzten Vermutung spricht der Umstand, daß beide Exemplare ein ganz ähnliches Verhalten zeigen.

Ueber den feineren Bau der Wandungen der Pharyngealtasche ist folgendes zu bemerken. Im Gegensatz zu anderen Polycladen, wo die Pharyngealtasche mit einer cuticulaähnlichen

Haut überzogen ist, deren epithelialer Charakter sich nur in der Nähe des äußeren und des Darmmundes erkennen läßt, ist beim hier beschriebenen Tiere die ventrale Wand der Pharyngealtasche mit einem zottenförmig vorspringenden kubischen Epithel (Fig. 6) ausgekleidet, welches am stärksten im Umkreise des äußeren Mundes ausgebildet ist. Darunter findet sich eine dünne Schicht von Ringsmuskulatur, die die eigene Muskulatur der Pharyngealtasche darstellt.

Die Begattungsapparate befinden sich, wie schon erwähnt, in der ersten Anlage. Es zeigen sich an der Stelle der zukünftigen Organe Einstülpungen des äußeren Integumentes in den Körper hinein, um welche eine dichte Ansammlung von Kernen sich befindet und die im Innern schon ein Lumen enthalten. Während in der Regel die erste Anlage der Begattungsapparate mit dem Eintritt der Reife der Ovarien und Hoden zusammenfällt, sind hier von den letzteren keine Spuren vorhanden.

Die männliche Geschlechtsöffnung liegt an der Grenze des fünften und letzten Körpersechstels und dabei unter dem Pharynx; die weibliche $1\frac{1}{2}$ mm hinter der männlichen.

Das Tier ist in die Gattung *Cryptocelis* der Familie der *Leptoplaniden* zu stellen, indem es Randaugen um den ganzen Körperrand herum besitzt. Es weicht von den anderen Arten dieser Gattung in folgendem ab: Der Mund und die Geschlechtsöffnungen sind weit nach hinten gerückt. Die Darmäste sind nicht verzweigt, sondern bilden Anastomosen. Der Pharynx bildet in seinem vorderen Ende eine kompakte dicke Pharyngealmasse. Der Pharynx tritt durch eine besondere Oeffnung (?) in den Hauptdarm ein.

Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß bei der weiteren Entwicklung des Tieres einzelne Merkmale sich noch verändern könnten. Würde sich dabei ferner auch eine Uebereinstimmung im Bau der Geschlechtsorgane mit irgend einer bekannten Art der Gattung *Cryptocelis* ergeben, so blieben zu geringfügige Unterscheidungsmerkmale übrig (zumal die Frage nach der zweiten Darmöffnung unentschieden gelassen wird), um eine neue Art aufzustellen.

Fam. *Cestoplanidae*.

Mesocela caledonica n. g. n. sp.

Taf. IX, Fig. 8; Taf. X, Fig. 1, 6.

Ein einziges Exemplar dieser neuen Gattung wurde von WILLEY bei der Isle of Pines (New Caledonia) im Mai 1895 gefunden.

Es liegen keine Notizen über das lebende Tier vor.

Die Länge des Alkoholexemplares beträgt 7 mm, die Breite 2 mm; die Dicke ist in der Pharyngealgegend eine ziemlich bedeutende, beinahe 1 mm. Das Tier ist auffallend kompakt und gar nicht durchsichtig; die Form ist langgestreckt, das vordere Ende etwas breiter als das hintere; der Rand ist stark gefaltet. Das Tier besitzt auf der Rücken- und Bauchseite die gleiche schmutzig-weiße Farbe ohne irgend welche Zeichnung. Bei der Lupenbetrachtung läßt sich die Mund- und die männliche Geschlechtsöffnung in einer medianen Furche, sehr nahe dem hinteren Körperende, erkennen. Am aufgehellten Präparate kann man die Lage des Gehirns und die Augenstellung erkennen.

Wie Fig. 6, Taf. X, zeigt, besitzt das Tier wohlentwickelte Augen längs des ganzen Körperrandes. Diese sind am zahlreichsten am Vorderrande des Tieres, wo sie in 2—3 Reihen angeordnet sind. Am spärlichsten sind sie an den Seitenrändern, wieder zahlreicher am hinteren Körperrand, wo sie 2 Reihen von großen gut entwickelten Augen bilden. In diesem Punkte bietet das Tier eine bedeutende Verschiedenheit von dem gewöhnlichen Verhalten der anderen Cestoplaniden, bei denen die Augen nur am vorderen Körperende vorhanden sind. Zwei langgestreckte Gruppen von Gehirnhofaugen erstrecken sich weit gegen den vorderen Körperrand; hier breiten sie sich aus und vereinigen sich mit den Randaugen. Hinten umschließen sie das Gehirn, und hinter demselben schließen sie sich zu einer Gruppe zusammen, welche noch eine Strecke weit nach hinten verläuft. Außerdem findet sich außerhalb der Gehirnhofgruppen, ungefähr in der Mitte ihrer Länge, jederseits eine Gruppe von 20—25 Augen. Das Gehirn liegt im Gegenteil zu den anderen Cestoplaniden weit vom vorderen Körperende entfernt, ungefähr am Ende des ersten Körperviertels. Es ist recht groß und zeigt stark ausgeprägte Kernanhäufungen über seiner vorderen Hälfte.

Die Pharyngealtasche (Fig. 1, Taf. X) beginnt am Ende des dritten Körperviertels und endet dicht vor dem männlichen Begattungsapparat; ihre Länge beträgt $\frac{1}{5}$ der ganzen Körperlänge. Der dickwandige Pharynx ist ziemlich stark gefaltet. Der äußere Mund liegt fast am Hinterende der Pharyngealtasche und am Anfange des letzten Körperviertels, der Darmmund am vorderen Ende desselben. Der Hauptdarm, von welchem zahlreiche Wurzeln abgehen, erstreckt sich nach hinten fast bis zum Hinterende des Körpers, vorn endet er nicht weit vom Gehirn. Sein größter vor

dem Pharynx liegender Teil ist sehr geräumig; über der Pharyngealtasche und den Begattungsapparaten aber verengt er sich stark. Der vordere Darmast geht eine kurze Strecke über das Gehirn hinaus und endet in ziemlich großer Entfernung vom Vorderende.

Die Begattungsapparate (Fig. 8, Taf. IX) sind bei diesem Tiere noch nicht ganz reif; während der männliche beinahe zur vollen Ausbildung gelangt ist, befindet sich der weibliche auf früherem Stadium.

Die beiden Geschlechtsöffnungen liegen nahe dem Hinterende des Körpers und voneinander getrennt. Die männliche Oeffnung führt in eine kleine Penisscheide (Fig. 8, Taf. IX), welche mit einem kubischen Epithel ausgekleidet ist. Dasselbe setzt sich fort auf den kurzen, konischen, etwas nach vorn gerichteten Penis, welcher mit seiner Spitze in die Geschlechtsöffnung zu liegen kommt. Der enge Ductus ejaculatorius setzt sich nach oben in eine kleine, rundliche Körnerdrüse fort, die fast senkrecht zur Längsachse des Körpers liegt. Sie ist noch nicht völlig entwickelt; das Epithel mit dicht angehäuften Kernen füllt die Drüse ganz aus, so daß sie ein fast solides Gebilde darstellt. Statt der Muskulatur ist eine Anhäufung von Kernen zu sehen; außen liegen der Drüse Parenchymkerne an. Die kleine, mit dicker Zirkulärmuskulatur versehene Samenblase liegt vor der Körnerdrüse und dicht hinter der Pharyngealtasche. Der gemeinsame Kanal der beiden Vasa deferentia mündet in ihr Vorderende. Von den großen Samenleitern habe ich nichts mitzuteilen. Infolge des ziemlich starken Kontraktionszustandes des Tieres finden sich die Hoden nicht unter der Darmastschicht, sondern zwischen den Darmästen selbst, welche auf den Längsschnitten von vorn nach hinten stark abgeplattet erscheinen.

Die kleine weibliche Geschlechtsöffnung liegt dicht hinter der männlichen und führt in einen weiten Kanal, der senkrecht in die Höhe steigt. Nach seiner Lage entspricht er dem Schalendrüsengang bei anderen Cestoplaniden, hier sind aber die Schalendrüsenzellen gar nicht entwickelt. Dieser Kanal biegt nach hinten um und geht in einen kurzen, schlauchförmigen Eiergang über. Beide Kanäle sind mit Muskulatur versehen; von außen liegen ihnen zahlreiche Parenchymkerne an. Von Uteri und Ovarien gibt es keine Spuren.

Das Tier läßt sich in die Familie der Cestoplaniden einreihen, und innerhalb dieser steht es der Gattung *Cestoplana* am nächsten,

doch unterscheidet es sich von letzterer in folgendem: 1) Das abweichende Verhalten der Randaugen, die bei unserem Tiere rings um den ganzen Körper stehen; darin stimmt es mit der Gattung *Cryptocelis* und mit *Latocestus argus* (14) überein, sowie mit der neuerdings zur Familie der Latocestidae gerechneten *Cestoplanea* (?) *maldivensis* (10, 14). 2) Das weit nach hinten gerückte Gehirn im Gegensatz zur Gattung *Cestoplanea*, wo es nicht weit vom Vorderende entfernt ist. 3) Der männliche Begattungsapparat besitzt nur eine Penisscheide, die Gattung *Cestoplanea* hat deren zwei übereinander liegende. 4) Die Anordnung der Organe des männlichen Apparates: bei unserem Tiere steht die Körnerdrüse senkrecht zur Längsachse des Körpers, und die Samenblase befindet sich vor der Drüse; bei der Gattung *Cestoplanea* liegt die Körnerdrüse horizontal im Körper und die Samenblase hinter ihr. Diese Unterscheidungsmerkmale scheinen mir ausreichend zu sein, um darauf eine neue Gattung zu begründen. Ihre Charakteristik wird etwa folgendermaßen lauten: *Cestoplaniden* mit ziemlich langgestrecktem Körper. Die Randaugen rings um den Körper. Gehirn weit vom vorderen Ende entfernt, ungefähr am Ende des ersten Körperviertels. Männlicher Apparat mit einer Penisscheide, unbewaffnetem Penis, ungesonderter Körnerdrüse, mit Samenblase, die vor der Körnerdrüse liegt. Der weibliche Apparat wie bei der Gattung *Cestoplanea*.

Fam. *Pseudoceridae*.

Dieteros pacificus n. g. n. sp.

Taf. X, Fig. 2—5; Taf. XI, Fig. 5.

Zwei Tiere dieser neuen Gattung stammen von der Isle of Pines (New Caledonia) her. Sie wurden hier im Mai 1895 von WILLEY gefunden. Äußerlich sind beide Exemplare gut erhalten, histologisch nicht so befriedigend. Da über die lebenden Tiere keine Notizen vorhanden sind, stützt sich meine Beschreibung ausschließlich auf das konservierte Material.

Die Länge der Tiere beträgt 6 mm und 9 mm, die Breite 4 mm und 6 mm. Die Dicke ist verhältnismäßig sehr bedeutend. Die Konsistenz scheint sehr fest zu sein, die Durchsichtigkeit ist eine sehr geringe. Die Körperform ist breit-oval, die vordere Hälfte etwas breiter als die hintere; beide Enden sind abgerundet, dabei trägt das vordere 2 stumpfe, ziemlich weit voneinander stehende Randtentakel. Die Grundfarbe der Rückenseite ist hell-

gelblich. Auf diesem Grunde sind teils rundliche, teils ovale, kleine, voneinander ganz gesonderte gelbe Flecke eingestreut. Gegen den Körperrand werden sie kleiner und spärlicher und verschwinden ganz am äußeren Rande, so daß ein heller Saum desselben zu stande kommt. Ein medianer Längswulst ist deutlich markiert, vor seinem vorderen Ende läßt sich ein heller Gehirnhof unterscheiden. Die Unterseite ist hellgrau, fast schmutzig; in der Gegend des Pharynx, der Begattungsapparate und des Hauptdarms ist sie weißlich. Etwas vor der Mitte des Körpers sieht man hier den Saugnapf; auch die Mundöffnung ist deutlich sichtbar. Die männliche und weibliche Geschlechtsöffnung läßt sich nur auf den Schnitten erkennen.

Die Augenstellung ist eine typische für Pseudoceriden. Die Tentakelaugen (Fig. 3, 5, Taf. X) sind groß und ziemlich zahlreich; sie sind längs des äußeren und inneren Faltenrandes angeordnet. Außerdem findet sich noch je eine kleine Gruppe von Augen im Innern der Tentakel. Die Gehirnhofaugen (Fig. 3, Taf. X) liegen ganz oberflächlich über dem Gehirn. Sie sind in zwei Gruppen zusammengedrängt, welche vorn konvergieren, hinten voneinander durch einen spaltartigen augenlosen Raum getrennt sind. Jede Gruppe besitzt je 10 große, gut entwickelte Augen. Es sind auch 2 kleinere Augen vorhanden, welche auf den Austrittsstellen der oberen Sinnesnerven aus dem Gehirn sitzen. Das letztere ist groß, mit einer derben bindegewebigen Kapsel umgeben, und liegt sehr nahe dem Vorderende des Körpers.

Der äußere Mund liegt am Ende des ersten Körpersechstels. Er führt in die Pharyngealtasche, die sich nicht weit von dem Gehirn noch in dem ersten Körperviertel findet. Der Pharyngealapparat hat eine eigentümliche Gestalt, welche unter anderen Polycladen nur bei *Pseudoceros gamblei* (10, p. 297) zu treffen ist. Wie die Fig. 3, Taf. X zeigt, besteht er aus 3 Teilen: einem sehr verkürzten zentralen Teil und zwei seitlichen, welche flügelartig nach hinten ausgezogen sind; hinten erstrecken sich diese bis zum Ende des ersten Körperviertels. Infolge dieser Gestalt erscheint der Pharynx auf einem medianen Längsschnitt (Fig. 2, Taf. X) als der glockenförmige Pharynx des *Prostheceraeus*; hier ist die Pharyngealfalte in halber Höhe der Pharyngealtasche inseriert und erscheint an ihrem freien Rande bedeutend verdickt im Vergleich zur Basis. In den flügelartigen seitlichen Teilen, wo der Pharynx vier mittelgroße Falten bildet (Fig. 4, Taf. X), zeigt er eine Uebereinstimmung mit den Pseudoceriden.

Im ganzen und großen steht das Tier in der Ausbildung des Pharynx den Pseudoceriden näher als den Euryleptiden.

Der Darmmund findet sich nahe dem hinteren Ende der zentralen Pharyngealtasche und führt in einen nicht sehr geräumigen Hauptdarm. Dieser liegt zwischen den seitlichen Pharyngealflügeln und mit seinem größten Teil hinter dem zentralen Pharynx, nur ein sehr kleiner Teil liegt über demselben. Ueber der männlichen Geschlechtsregion erscheint er bedeutend eingengt, und von da erweitert er sich allmählich nach hinten. Die hintere Hälfte des Hauptdarms ist ziemlich kontrahiert, und deshalb endet dieser ein ziemlich großes Stück vom Hinterende des Körpers entfernt. Beim lebenden Tiere scheint er viel länger zu sein. Die zahlreichen Darmwurzeln gehen vom Hauptdarm ab. Die Darmäste sind baumförmig verästelt.

Die Anordnung der Ovarien und Hoden bietet keine Besonderheit dar — erstere sind wie gewöhnlich über, letztere unter der Darmastschicht im ganzen Körper verteilt, ohne aber dem Körperrande so nahe zu kommen, wie der Darm. Die beiden Geschlechtsöffnungen liegen nahe beieinander: die männliche etwas vor, die weibliche etwas hinter dem Ende des ersten Körper Viertels; sie sind also im Vergleich mit den anderen Pseudoceriden bedeutend nach vorn verschoben. Die kleine weibliche Geschlechtsöffnung führt in ein mit kubischem Flimmerepithel ausgekleidetes Antrum femininum (Fig. 2, Taf. X; Fig. 5, Taf. XI), welches sich in den senkrecht zur Längsachse des Körpers liegenden Schalendrüsengang fortsetzt. Hier münden die zahlreichen Schalendrüsen, welche im Parenchym weit hinter dem Saugnapfe und jederseits des Pharynx zerstreut sind. An seinem ventralen Ende bildet der Schalendrüsengang eine spaltförmige Erweiterung, deren Längsachse parallel zur Längsachse des Körpers liegt. Sein dorsales Ende geht in den mit cylindrischem Flimmerepithel ausgekleideten Eiergang über, in dessen nach hinten gerichtetes Ende ein kurzer gemeinsamer Endkanal der beiden Uteri einmündet. Dieselben sind im Gegensatz zu den Pseudoceriden nicht verästelt und erinnern in ihrem Bau an die Uteri der Euryleptiden. Sie stellen zwei ziemlich kurze und breite, dicht mit Eiern erfüllte Kanäle dar, welche hinten etwas vor dem Ende der ersten Körperhälfte enden, vorn bis zu den hinteren Enden des seitlichen Pharynx reichen. Ihr Verbindungskanal geht in einiger Entfernung vom Oberende der Uteri ab. Die Uterusdrüsen vermochte ich nicht zu finden.

Der männliche Begattungsapparat (Fig. 2, Taf. X; Fig. 5,

Taf. XI) unterscheidet sich von dem nach gemeinsamem Plane gebauten Begattungsapparate der Pseudoceriden und Euryleptiden insofern, als er keine Körnerdrüse besitzt. Er liegt zwischen den seitlichen Flügeln und hinter dem zentralen Pharynx. Der kurze, konische Penis mit etwas abgerundeter Spitze, die etwas nach vorn gerichtet ist, ist durch ein kurzes Stilett verstärkt und ragt in eine mit kubischem Epithel ausgekleidete Penisscheide hinein. Er ist vom Ductus ejaculatorius durchsetzt, der sich nach hinten in die dorsalwärts dicht unter dem Hauptdarm liegende Samenblase fortsetzt. Diese stellt ein ziemlich großes, muskulöses Organ von ovaler Gestalt dar, dessen verfilzte Muskulatur stark entwickelt ist. Ihre Innenfläche ist mit einem flachen Epithel ausgekleidet, wo die Kerne nur in großen Abständen anzutreffen sind. In das hintere Ende der Samenblase, von der ventralen Seite her, münden die beiden, sich zu einem kurzen, unpaaren Endstück vereinigenden Vasa deferentia. Wie schon erwähnt, fehlt die Körnerdrüse. Ihre Funktion hat wahrscheinlich das Antrum masculinum übernommen. Die Innenfläche desselben ist in Falten gelegt und mit einem Drüsenepithel ausgekleidet. Ein feinkörniges Sekret, welches von diesem produziert wird, färbt sich intensiv rot mit Boraxkarmin; es hat offenbar keinen anderen Zweck, als dem Sperma beigemischt zu werden. Bei dem zweiten untersuchten Tier ist das Epithel nicht nur im Antrum masculinum, sondern auch in der Penisscheide drüsig modifiziert, so daß hier diese beiden Räume wahrscheinlich statt der Körnerdrüse funktionieren. Die beiden kurzen, nicht geschlängelten Samengänge strecken sich nach hinten etwas über die Saugnapfgegend hinaus; nach vorn gehen sie, ohne vordere Aeste zu bilden, in die Vasa deferentia über. Der Saugnapf in Form einer flachen Grube mit verdicktem Epithel liegt, wie schon erwähnt, vor der Mitte des Körpers.

Das Tier nimmt eine Mittelstellung zwischen Pseudoceriden und Euryleptiden ein, doch steht es seinen wichtigsten systematischen Merkmalen nach der Familie Pseudoceriden näher. Der Bau des Pharynx, die faltenförmigen Randtentakel, die Lage der Gehirnhofaugen und des Mundes erinnern an die Pseudoceriden; auch die bei unserem Tiere beobachtete Gestalt des Pharynx ist unter allen Polycladen nur bei Pseudoceros gamblei bekannt. Die Uterusdrüsen habe ich, wie schon erwähnt, nicht gefunden; ich kann aber nicht behaupten, daß sie nicht vorhanden sind. Die histologisch mangelhafte Erhaltung des Tieres konnte schuld daran

sein, daß ich sie nicht erkennen konnte. Im Gegensatz zu den Pseudoceriden zeigt es die mehr nach vorn gerückte Lage der beiden Geschlechtsöffnungen und die unverästelten Uteri und Samenleiter — das sind Merkmale der Euryleptiden. Von den beiden Familien unterscheidet es sich durch das Fehlen der Körnerdrüse.

Die Diagnose der Gattung lautet: Pseudoceriden von kleiner, ovaler Gestalt. Der Pharynx kann im hinteren Ende gegabelt sein. Uteri und Samenleiter auch bei geschlechtsreifen Tieren nicht verästelt. Die Geschlechtsöffnungen ziemlich weit nach vorn gerückt, sie liegen ungefähr am Ende des ersten Körperviertels. Der männliche Begattungsapparat ohne Körnerdrüse.

Unter dem von WILLEY gesammelten Material befanden sich noch fünf Formen in je einem Exemplare. Eine derselben wurde in Schnitte zerlegt; da ihr aber die hintere Körperhälfte fehlte, konnte nur die Gattung bestimmt werden; von den übrigen vier Formen, von denen zwei durch junge und andere zwei durch geschlechtsreife Tiere vertreten sind, wurden Totalpräparate angefertigt. Da bei Polykladen die äußere Untersuchung, selbst des aufgehellten Tieres, für die Artbestimmung meist ganz ungenügende Resultate ergibt, lassen sich bei allen diesen Formen nur die Gattungen unterscheiden. Diese sind:

Leptoplana (EHRENBERG).

Ein einziges Tier ist in Schnitte zerlegt, es stammt aus der Sandal Bay (Insel Lifu aus der Gruppe der Loyalty-Inseln bei Neu-Caledonien), 167° O. L. und 21° S. Br., gefunden 1896.

Dem Tiere fehlte die hintere Körperhälfte. Keine Notizen liegen bei. Die Augenstellung läßt es in die Gattung *Leptoplana* einreihen. Es finden sich zwei Gruppen von großen Tentakel-
augen und zwei längliche Gruppen von Gehirnhofaugen; letztere fast alle vor dem Gehirn, nur vereinzelt hinter demselben.

Zwei andere Tiere, aus denen Totalpräparate angefertigt wurden, sind an der Küste bei Rakaija (Blanche Bay), das erste am 21., das zweite am 23. April 1895 gefunden worden.

Das erste ist ein junges Tier, welches im lebenden Zustand nach Notizen WILLEYS 33 mm lang und 12,5 mm breit ist, das zweite geschlechtsreife Tier ist 37 mm lang und 11,5 mm breit. Die Färbung der lebenden Tiere ist verschieden. Bei dem ersten: „colour light brown, very pale towards margin“, das zweite:

frizzled sepia-coloured, nearly black on white back ground; with one continuous dark longitudinal band in centre of body commencing behind cerebrum and ending some distance from posterior end“.

Die Anordnung der Augen, wie sie sich auf den aufgehellten Präparaten zeigt, ist bei beiden fast gleich; nur sind beim zweiten Tiere die Tentakelaugen etwas zahlreicher, und die Gehirnhofaugen erstrecken sich weiter nach vorn.

Ob diese 3 Tiere verschiedenen Leptoplanaarten angehören, kann ich nicht sagen, da die Arten dieser Gattung nur nach dem Bau der Begattungsapparate ganz sicher bestimmt werden können.

Die Gattung ist in dieser Gegend zum erstenmal gefunden, im allgemeinen aber als kosmopolitisch bekannt.

Cryptocelis (LANG).

Ein junges Tier stammt von Rakaija und wurde am 23. April 1895 gefunden. Die Länge des lebenden Tieres ist 33 mm, die Breite 11 mm, des Alkoholexemplares 23 mm resp. 11 mm.

Nach der Anordnung der Augen, eines der Merkmale, welches am leichtesten an aufgehellten Präparaten zu unterscheiden und für Leptoplaniden zur Bestimmung der Gattungen besonders wertvoll ist, läßt sich die Gattung erkennen. Die Gehirnhofaugen liegen 4 mm von dem Vorderende des Körpers entfernt und stellen eine Gruppe dar. Die Randaugen stehen rings um den Körper; zahlreiche Augen bedecken das ganze Vorderende des Körpers bis zum Gehirn.

Es ist tiergeographisch interessant, daß diese Gattung, die bisher nur aus dem Mittelländischen Meer bekannt war, nun auch im Stillen Ozean gefunden wurde.

Cestoplana (LANG).

Ein einziges Tier ist bei der Sandal Bay, Lifu (bei Neu-Caledonien) im Oktober 1896 gefunden worden. Es ist ein geschlechtsreifes Tier, das ich infolge seines schlechten Erhaltungszustandes nicht in Schnitte zerlegt, sondern als Totalpräparat untersucht habe. Die Länge des Spiritusexemplares ist 17 mm, die Breite 3 mm, also eine recht langgestreckte Körperform. Nach der Lage der Augen, des Pharynx und der Begattungsapparate läßt sich die Gattung Cestoplana bestimmen.

Die Gattung hat eine weite Verbreitung; sie wurde bisher im Mittelländischen Meer, im Indischen Ozean (Ceylon) und im Atlantischen Ozean an den östlichen Küsten von Afrika gefunden.

Anhang.**Fam. Leptoplanidae.*****Leptoplana suteri* n. sp.**

Taf. X, Fig. 7—9; Taf. XI, Fig. 6.

Von dieser Species liegen mir viele Exemplare vor, meistens junge Tiere, welche von H. SUTER bei Neu-Seeland gefunden wurden. Da dem Material weder eine Skizze, noch sonstige Notizen beigegeben sind, gebe ich die Beschreibung nach den vorhandenen Alkoholexemplaren.

Die Länge der geschlechtsreifen Tiere schwankt zwischen 18—20 mm, die Breite zwischen 6—8. Die Dicke ist verschieden und erreicht bei dem größten Tiere im Bereiche des mittleren Feldes ungefähr $1\frac{1}{2}$ —2 mm. Die Rückenseite ist dunkelbraun ohne irgend welche Zeichnung, dabei ist das kleinste Tier am hellsten, das größte am dunkelsten gefärbt; die Bauchseite ist hellbraun. Die Körpergestalt ist eiförmig, mit dem stumpfen Ende nach vorn gerichtet. Das Tier ist von ziemlich fester Konsistenz, wenig durchsichtig, mit einem glatten Rand. Der Zustand des Gewebes ist bei einigen Tieren ziemlich gut erhalten.

Bei Lupenbetrachtung läßt sich auf der Bauchseite nur der Mund nebst den zwei Geschlechtsöffnungen erkennen. Die männliche, mit etwas hervorgestrecktem Penis, ist von einem röhrenförmigen Walle umgeben. Auf der Rückenseite, am Ende des ersten Körperviertels, sieht man zwei kleine, weißliche, hügelartige Hervorwölbungen der Haut-Nackententakelrudimente (Fig. 9, Taf. X), wie es nur bei *Leptoplana alcinoi* und den Arten der Gattung *Dioncus* vorkommt. Sie liegen ziemlich weit, ca. $1\frac{1}{2}$ mm voneinander entfernt. Bei einem anderen untersuchten Exemplar sind sie äußerst flach, auf den Längsschnitten kaum bemerkbar. Die mikroskopische Untersuchung hat gezeigt, daß an der Basis der Tentakelrudimente wenige, ungefähr 15—20, aber große, wohlentwickelte Augen liegen. Zwischen ihnen liegt ein großes, leicht zweilappiges Gehirn, welches vorn die körnigen Anhänge trägt. Die kleineren Gehirnhofaugen (Fig. 8, Taf. X) liegen in länglichen Gruppen zu beiden Seiten des Gehirns und darüber hinausragend.

Die äußere Mundöffnung liegt wenig vor der Mitte des Körpers und am Anfange der Hinterhälfte der Pharyngealtasche. Die Mundränder sind röhrenförmig ausgezogen und mit der Fort-

setzung des unveränderten ventralen Körperepithels ausgekleidet. Der Darmmund findet sich in der Mitte der Pharyngealtasche. Dieselbe ist umfangreich und mit tiefen seitlichen Ausbuchtungen versehen; sie nimmt mehr als $\frac{1}{3}$ der Körperlänge ein und ist mehr gegen das Vorderende gerückt — in Abweichung von der Mehrzahl der Leptoplanidenarten, bei denen die umgekehrte Tendenz — Verschiebung des Pharynx nach hinten — zu beobachten ist. Der Hauptdarm ist eng, vorn ragt er etwas über die Pharyngealtasche hinaus. Sein vorderer Ast erstreckt sich wenig über das Gehirn hinaus. Die Zahl der Darmwurzeln ist nicht konstant und ihre Anordnung jederseits des Hauptdarmes nicht ganz symmetrisch. Bei einem der untersuchten Exemplare habe ich rechts 11, links 12 Darmwurzeln, bei einem anderen jederseits 7 gefunden. Die Darmäste sind baumförmig verästelt und perlschnurartig eingeschnürt.

Der männliche Begattungsapparat liegt nahe dem Pharynx und zeigt eine große Uebereinstimmung mit dem bei *Leptoplanea vitrea*, nur die relative Lage der einzelnen Teile, die Größenverhältnisse derselben und der Bau der Penisscheide sind verschieden. Die männliche Geschlechtsöffnung gehört dem Ende des dritten Körperviertels an. Sie führt in eine muskulöse, röhrenförmige, nach vorn und oben gerichtete Penisscheide, an deren blindes Ende ein langer, röhrenförmiger, am freien Ende zugespitzter Penis angeheftet ist. Seine Spitze ragt teilweise aus der Geschlechtsöffnung heraus. Der ganzen Länge nach ist er mit einem starken hornigen Stilett bewaffnet. Der Ductus ejaculatorius setzt sich nach vorn in eine kleine, längliche, muskulöse Körnerdrüse fort, die fast senkrecht zur Körperlängsachse steht und in ihrem Bau mit derjenigen bei *Leptoplanea vitrea* und *alcinoi* übereinstimmt. Wie bei den genannten Arten hat sie auch einen zentralen Drüsenkanal und zu ihm parallel verlaufende Drüsenkanäle, welche alle sich im distalen Ende der Drüse öffnen. Ihre Wand besteht aus ziemlich stark entwickelter verfilzter Muskulatur, welche von den Ausführungsgängen wenig zahlreicher Extrakapsulärdrüsen durchsetzt ist. Die Einmündungsstelle der letzteren in die Drüse konnte ich nicht feststellen. Nach hinten und ventralwärts von der Körnerdrüse liegt eine kleine, ovale Samenblase. Ihre stark entwickelte Muskulatur besteht aus Längsmuskelfasern. Die beiden Vasa deferentia münden gesondert in das blinde Ende der Samenblase. Die großen Samenleiter stellen nicht besonders weite, schwach gewundene Kanäle dar, welche nach vorn bis an

die Mundgegend reichen, hier umbiegen und in die Vasa deferentia übergehen. Hinten schließen sie sich zwischen der weiblichen Geschlechtsöffnung und der accessorischen Blase zusammen.

Die weibliche Geschlechtsöffnung findet sich 1 mm hinter der männlichen. Sie führt (Fig. 6, Taf. XI) in eine muskulöse birnförmige Bursa copulatrix, deren Innenfläche in vielen Falten vorspringt und mit einem kubischen Flimmerepithel ausgekleidet ist. Trotzdem das Tier die volle Reife erlangte, wie es aus dem gut entwickelten Uterus und den zahlreichen Ovarien ersichtlich ist, ist die Schalendrüse ziemlich schwach ausgebildet. Sie setzt sich in einen langen, dorsalwärts liegenden, muskulösen Eiergang fort, dessen kubisches Epithel keine Wimperbekleidung trägt. Der Eiergang endet hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung mit einer langen, geräumigen, accessorischen Blase, welche von außerordentlich hohem Cylinderepithel ausgekleidet ist. Die Kerne desselben liegen an der Basis der Zellen, deren Grenzen sich ganz gut erkennen lassen. Die Uteri sind sehr weit, dicht mit Eiern angefüllt, in welchen man die Kernteilungsfiguren in verschiedenen Stadien ganz deutlich erkennen kann. Vorn umfassen sie den Pharynx, hinten verschmälern sie sich und münden mit einem gemeinsamen Endkanal in den Anfang des Eierganges ein. Die Ovarien liegen an der Dorsalseite des Körpers über der Darmastschicht, nach vorn reichen sie fast bis zum Körperende. Das Tier gehört zur Gattung *Leptoplana*. Die Tentakelrudimente stimmen mit denjenigen bei *Leptoplana alcinoi* überein. Der männliche Begattungsapparat erinnert im Bau des Penis an *Leptoplana vitrea*, weicht aber in den Größenverhältnissen von Körnerdrüse und besonders Samenblase und auch durch die Lage dieser Organe im Körper und zueinander ab. Der weibliche Apparat unterscheidet sich von den beiden erwähnten Formen durch die sehr große accessorische Blase.

Allgemeine Resultate.

Ich möchte hier noch auf folgende in den speziellen Beschreibungen enthaltene Tatsachen von allgemeinem Interesse hinweisen.

1) Am weiblichen Begattungsapparat von *Paraplanocera laidlawi* ist ein Organ (Bursa copulatrix nach LAIDLAW) ausgebildet. Es scheint eine Ausstülpung des Eierganges nach vorn zu sein.

Das Organ wurde von LAIDLAW bei seiner vor kurzem aufgestellten Gattung *Paraplanocera* beobachtet.

2) Bei *Paraplanocera laidlawi* treten am männlichen Begattungsapparat zwei accessorische Drüsen auf. Es ist dies der erste Fall, der bei *Polycladen* festgestellt wurde.

3) Bei *Planocera discoidea* finden sich im männlichen Begattungsorgan drei ziemlich große Chitingebilde, die einigermaßen an die „hooks“ bei *Planocera armata* und *grosslandi* erinnern.

4) Den spitzen, dünnen Tentakeln von *Leptocera delicata* fehlen die Tentakelaugen völlig. Es ist das erste Mal, daß diese Erscheinung beobachtet wurde.

5) *Leptoplana suteri* hat Tentakelrudimente, wie sie bei *Leptoplana alcinoi* und Gattung *Dioncus* beobachtet wurden.

6) Bei der an anderem Orte von mir beschriebenen Art *Planocera gilchristi* sind in der Bursa copulatrix besondere Zapfen ausgebildet, die wahrscheinlich als Hilfsapparat bei der Begattung tätig sind.

Meine Untersuchung über diese Form habe ich an Herrn J. D. F. GILCHRIST, Cape Town, eingesandt.

7) Wie dies für eine Reihe von Formen — nämlich *Anonymus*, *Planocera inquilina* (WHEELER), *Leptoplana pacificola*, *Semonia maculata* und *Diplopharyngeata* — schon bekannt war, so zeichnet sich auch *Dicteros pacificus* durch das Fehlen einer Körnerdrüse aus. Es ist hier das Antrum masculinum drüsig umgewandelt und ersetzt die Körnerdrüse.

8) Bei *Cryptocelis* (?) sieht man in der ventralen Wand der Pharyngealtasche das kubische Epithel und darunter eine dünne Schicht von Ringmuskeln sehr deutlich¹⁾.

Zum Schlusse spreche ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. LANG, für die gütige Ueberlassung des Untersuchungsmaterials sowie für die Unterstützung während der Arbeit meinen aufrichtigen Dank aus. Ebenso ist es mir eine angenehme Pflicht, der vielfachen Ratschläge, die mir von seiten des Herrn Professor Dr. K. HESCHELER zu teil geworden sind, dankend zu erwähnen.

1) Die Korrektur konnte besonderer Umstände halber von der Verfasserin nicht selbst ausgeführt werden.

Literatur.

- 1) LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, IX. Monographie.) Leipzig 1884.
- 2) BERGENDAL, Einige Bemerkungen über *Cryptocelides loveni*, Lund 1893.
- 3) — *Polypostia similis* n. g. n. sp., Lund 1893.
- 4) GRAFF, *Enantia spinifera*, der Repräsentant einer neuen Polycladenfamilie, Graz 1889. (Mitteilungen d. Naturwissenschaftl. Vereins für Steiermark, Jahrg. 1889.)
- 5) — Pelagische Polycladen. Arbeiten a. d. zool. Institut zu Graz, Bd. V, No. 1, 1892.
- 6) GAMBLE, Report on the Turbellaria. Proc. R. Irish Acad. Dublin, (3), Vol. V, 1900, p. 812—814.
- 7) — Contributions to a knowledge of British marine Turbellaria. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXIV, Part 4.
- 8) — The Turbellaria of Plymouth Sound and the neighbourhood. Journ. Marine Biological Association London, (2), Vol. III, p. 30—47.
- 9) — Turbellaria of Liverpool Marine District. Trans. Liverpool Soc., Vol. VII, 1893, p. 148—179.
- 10) LAIDLAW, The marine Turbellaria. Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagos, Vol. I, Part 3.
- 11) — On a Land Planarian from Hulule, Male Atoll. Fauna Geogr. Mald. Laccad. Archip., Vol. II, Part 1.
- 12) — Notes on some Marine Turbellaria from Torres Straits and the Pacific, with a description of new species. Mem. Proceed. Manchester Liter. Philosoph. Soc. Session 1902—1903, Vol. XLVII, Part 2.
- 13) — On the Marine Fauna of Zanzibar and British East Africa, from collections made by CYRIL GROSSLAND in the years 1901 and 1902. Turbellaria Polycladida. Proceed. Zool. Soc. London, 1903, Vol. II.
- 14) — A collection of Turbellaria Polycladida from the Straits of Malacca. Proceed. Zool. Soc. London, 1903, Vol. I.
- 15) PLEHN, Neue Polycladen, gesammelt von CHIERCHIA bei der Erdumschiffung der Korvette Vettor Pisani, von KÖKENTHAL im nördlichen Eismeer und von SEMON in Java, Jena 1895.
- 16) — Die Polycladen der Plankton-Expedition, Kiel und Leipzig 1896.
- 17) — Polycladen von Ternate. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw., Bd. XXX, p. 154.
- 18) — Ergebnisse einer Reise nach dem Pacifik. Zool. Jahrb., Bd. XII, 1899.
- 19) — Polycladen von Ambon, Jena 1896.
- 20) — Drei neue Polycladen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXI, Neue Folge Bd. XXIV, 1897.

- 21) SABUSSOW, Beobachtungen über die Turbellarien der Inseln von Solowetzsk. Arb. d. Nat. Ges. Kasan, Bd. XXXIV.
- 22) v. STUMMER-TRAUNFELS, Eine Süßwasser-Polyclade aus Borneo. Zool. Anz., Bd. XXVI, No. 690.
- 23) — Tropische Polycladen. Arbeiten a. d. zool. Inst. zu Graz, Bd. V, No. 4.
- 24) WILLEY, Letters from New Guinea on Nautilus and some other Organisms. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXIX, 1896.
- 25) WHEELER, Planocera Inquilina. Journ. Morphology, Vol. IX, No. 2, Boston 1894.
- 26) WOODWORTH, Contributions to the morphology of the Turbellaria. I. On the structure of Phagocata gracilis (LEIDY). Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Vol. XXI, No. 1, p. 1—42.
- 27) — Reports on the dredging operations of the West Coast of Central-America. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Vol. XXV, No. 4, p. 49—52.
- 28) — Some Planarians from Great Barrier Reef of Australia. Bull. Mus. Harvard College, Vol. XXXII, p. 63—67.
- 29) VERRILL, Marine Planarians of New England. Trans. Connecticut Acad. of Arts and Science, Vol. VIII, Part 2, p. 459—520.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

<i>aadr</i> Ausführungsgang accessori- scher Drüsen	<i>cc</i> Zentralkanal der Körnerdrüse
<i>acd</i> Ausführungsgänge extrakap- sulärer Drüsen	<i>chtf</i> Chitinfortsätze des männ- lichen Kopulationsorgans
<i>adr</i> accessorische Drüse	<i>chtg</i> Chitingebilde des männlichen Kopulationsorgans
<i>adrz</i> Zellendrüsen der accessori- schen Drüsen	<i>cph</i> centraler Pharynx
<i>af</i> Antrum femininum	<i>da</i> Darmast
<i>alm</i> äußere Längsmuskulatur des männlich. Kopulationsorgans	<i>de</i> Ductus ejaculatorius
<i>am</i> Antrum masculinum	<i>dchtg</i> dorsales Chitingebilde des männlich. Kopulationsorgans
<i>amsc</i> äußere Muskulatur	<i>dmo</i> Darmmund
<i>ba</i> accessorische Blase	<i>drc</i> Kanäle der Körnerdrüse
<i>bc</i> Bursa copulatrix	<i>drs</i> Drüsenschläuche der Körner- drüse
<i>bcL</i> Bursa copulatrix (nach LAID- LAW)	<i>drz</i> Drüsenzellen der Körnerdrüse
<i>bcs</i> Scheide der Bursa copulatrix	<i>e</i> Epithel
<i>bg</i> Bindegewebe	<i>eadr</i> Einmündung der accessori- schen Drüse

<i>ei</i> Eiergang	<i>ph</i> Pharynx
<i>evd</i> Einmündung der Vasa deferentia in die Samenblase	<i>pht</i> Pharyngealtasche
<i>g</i> Gehirn	<i>pk</i> Peniskegel
<i>gau</i> Gehirnhofaugen	<i>pkn</i> Parenchymkerne
<i>gsq</i> große Samengänge	<i>ps</i> Penis
<i>h</i> Hoden	<i>pss</i> Penisscheide
<i>hd</i> Hauptdarm	<i>sb</i> Samenblase
<i>ht</i> hinten	<i>sd</i> Schalendrüse
<i>idm</i> innere diagonale Muskulatur des männlichen Kopulationsorgans	<i>sdg</i> Schalendrüsengang
<i>ilm</i> innere Längsmuskulatur des männlich. Kopulationsorgans	<i>sn</i> Saugnapf
<i>imsc</i> innere Muskulatur des männlichen Kopulationsorgans	<i>sp</i> Sperma
<i>kd</i> Körnerdrüse	<i>st</i> Stachel des Penis
<i>kf</i> Körperfurche	<i>sph</i> seitlicher Pharynx
<i>mo</i> Mund	<i>t</i> Tentakel
<i>msc</i> Muskulatur	<i>tau</i> Tentakelaugen
<i>n</i> Nerv	<i>trd</i> Tentakelrudimente
<i>of</i> Oeffnung zwischen dem Hauptdarm u. der Pharyngealtasche	<i>u</i> Uterus
<i>rau</i> Randaugen	<i>ud</i> Uterusdrüsen (?)
<i>rdm</i> Radiärmuskulatur	<i>ue</i> Einmündung des Uterus in den Eiergang
<i>rm</i> Ringmuskulatur	<i>v</i> vorn
<i>rt</i> Randtentakel	<i>vda</i> vorderer Darmast
<i>pdr</i> Penisdrüsen	<i>vd</i> Vasa deferentia
<i>pe</i> Plattenepithel	<i>vchtg</i> ventrales Chitingebilde
<i>pi</i> Pigment	<i>z</i> Zapfen des Penis
	<i>zbc</i> Zapfen der Bursa copulatrix
	<i>zn</i> Zähnchen an den freien Enden der Chitingebilde
	♂ männliche Geschlechtsöffnung
	♀ weibliche Geschlechtsöffnung

Tafel VII.

Paraplanocera laidlawi.

- Fig. 1. Längsschnitt. Vergr. ca. 7.
 Fig. 2. Skizze der Anatomie.
 Fig. 3. Querschnitt durch die Bursa copulatrix *bcL*). Obj. 3, Ok. 1, KT.
 Fig. 4. Längsschnitt durch die accessorische Drüse (neucaledonische Varietät). Obj. 4, Ok. 0, KT.
 Fig. 5. Accessorische Drüse aus einem Längsschnitt durch das Kopulationsorgan (neubritannische Varietät). Obj. 7, Ok. 2, KT.
 Fig. 6. Augenstellung.
 Fig. 7. Längsschnitt aus der Gegend, wo das Sperma des Samenleiters und der Samenblase mit demselben im Parenchym kommuniziert.
 Fig. 8. Längsschnitt durch das Kopulationsorgan. Obj. 2, Ok. 3.
 Fig. 9. Stück des Penis aus einem Längsschnitt. Die Einmündungsstellen der accessorischen Drüsen ins Antrum masculinum sind getroffen. Obj. 3, Ok. 3, KT.

Planocera discoidea (WILLEY).

Fig. 10. Penisdrüsen. Obj. 7, Ok. 1, KT.

Fig. 11. Chitinstacheln des Penis aus einem Längsschnitt durch denselben. Obj. 7, Ok. 1, KT.

Fig. 12. Chitingebilde aus einem Längsschnitte durch das Kopulationsorgan. Ob. 7, Ok. 3, KT.

Fig. 13. Stück der äußeren Längsmuskulatur des Penis aus einem Längsschnitt. Obj. 7, Ok. 0, KT.

Fig. 14. Stück des Penis aus einem Längsschnitt nahe der Mediane. Obj. 1, Ok. 1, K. T.

Fig. 15. Schematische Darstellung des Penis, um die Stellung der Chitingebilde zu zeigen.

Tafel VIII.

Planocera discoidea.

Fig. 1. Längsschnitt. Vergr. ca. 5.

Fig. 2. Skizze der Anatomie.

Fig. 3. Längsschnitt durch das männliche Kopulationsorgan. Obj. 1, Ok. 1, KT.

Stylochus(?) = *St. cinereus* (WILLEY).

Noch nicht entwickeltes Tier.

Fig. 4. Augenstellung.

Stylochus arenosus (WILLEY).

Fig. 5. Längsschnitt. Vergr. ca. 8.

Fig. 6. Skizze der Anatomie.

Fig. 7. Körnerdrüse. Längsschnitt nahe der Mediane. Obj. 5, Ok. 1, KT.

Notoplana willeyi.

Fig. 8. Längsschnitt, aus zwei Serien kombiniert.

Fig. 9. Skizze der Anatomie.

Leptocera delicata.

Fig. 10. Skizze der Anatomie.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Tentakelregion, um das Fehlen der Tentakelaugen zu zeigen. Obj. 3, Ok. 3, KT.

Tafel IX.

Leptocera delicata.

Fig. 1. Längsschnitt. Vergr. ca. 31.

Cryptocelis?

Noch nicht entwickeltes Tier.

Fig. 2. Längsschnitt. Vergr. ca. 12.

Fig. 3. Skizze der Anatomie.

Fig. 4. Augenstellung.

Fig. 5. Stück eines medianen Längsschnittes, um die kompakte Pharyngealmasse und Kommunikationsstelle zwischen dem Hauptdarm und der Pharyngealtasche zu zeigen (zweites Exemplar).

Fig. 6. Stück eines medianen Längsschnittes. Die kompakte Pharyngealmasse und die Oeffnung zwischen dem Hauptdarm und der Pharyngealtasche sind getroffen (erstes Exemplar).

Fig. 7. Längsschnitt durch das Epithel und die Muskulatur der Pharyngealtasche. Obj. 7, Ok. 1, KT.

Mesocela caledonica.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Begattungsapparate. Obj. 7, Ok. 1, KT.

Tafel X.

Mesocela caledonica.

Fig. 1. Längsschnitt. Vergr. ca. 30.

Fig. 6. Skizze der Anatomie.

Dicteros pacificus.

Fig. 2. Längsschnitt. Vergr. ca. 24.

Fig. 3. Skizze der Anatomie.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Region des seitlichen Pharynx. Obj. 3, Ok. 3, KT.

Fig. 5. Tentakel von *Dicteros pacif.*, Umriß von unten mit eingezeichneter Augenstellung.

Anhang:

Leptoplana suteri.

Fig. 7. Längsschnitt. Vergr. ca. 13.

Fig. 8. Skizze der Anatomie.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Region der Tentakelrudimente. Obj. 3, Ok. 3, KT.

Tafel XI.

Schemata der Begattungsapparate.

Muskulatur: rot. Epithel: gelb. Körnerdrüse: grün. Schalendrüse: blau.

Fig. 1. *Paraplanocera laidlawi* ♂.

Fig. 2. *Paraplanocera laidlawi* ♀.

Fig. 3. *Planocera discoidea* (WILLEY).

Fig. 4. *Stylochus arenosus*.

Fig. 5. *Dicterus pacificus*.

Fig. 6. *Leptoplana suteri*.

Fig. 7. *Leptocera delicata* ♂.

Fig. 8. *Leptocera delicata* ♀.

Fig. 9. *Notoplana willeyi*.

Bemerkung: Taf. XI, Fig. 3 setze *bc* statt *be*, *bcs* statt *bes*.

Ueber das Nephrogonocölom von Fissurella, Nacella und Chiton.

Von

B. Haller,

ao. Professor der Zoologie in Heidelberg.

Hierzu Tafel XII u. XIII und 6 Figuren im Text.

In meiner Chitonarbeit (3) berichtete ich vor nunmehr 24 Jahren über das Cölom oder die sekundäre Leibeshöhle der Placophoren und faßte dann meine Ergebnisse übersichtlich in einer schematischen Abbildung zusammen. Nach meiner damaligen Ansicht trennte sich jeder der beiderseitigen Cölomsäcke in einen oberen und unteren Abschnitt durch eine horizontale Einfaltung, von der nur an dem vorderen Ende der Gonade sich ein Rest erhielt. Dann erbrachte ich für die Gonade den Nachweis, daß sie der vordere Teil des dorsalen Cölomabschnittes sei. Es entstand somit aus der jederseitigen dorsalen Cölomhälfte je eine Gonade, die aber durch den Schwund der trennenden medianen Lamellen zu einer unpaaren Geschlechtsdrüse sich vereinigten. Durch eine Abschnürung aus diesen dorsalen Cölomsäcken analwärts entstanden die beiden Pericardhälften.

Die ventralen Cölomsäcke umlagern das Darmsystem, doch erhielt sich bloß ein dorsales Mesenterium, aber auch dieses nur am Enddarm. Außerhalb des Cöloms ließ ich die Nieren liegen.

Anknüpfend an meinen Bericht über das Cölom der Placophoren, habe ich kurz schon früher für Fissurella berichtet (4), aber erst 1894 ausführlicher über die cölomalen Verhältnisse der Fissurellen und Docoglossen mitgeteilt (6). Das Ergebnis für die Docoglossen war, „daß innerhalb des ganzen Körpers unterhalb der Geschlechtsdrüse sich ein Raum befindet, welcher sich lateralwärts am Eingeweidesacke der Körpermitte zu etwas auf jeder Seite einbiegt, und daß dieser ganze Raum nichts anderes als die sekundäre Leibeshöhle oder das Cölom ist“ (6, p. 19).

Bei der *Scutellina galatea* fand ich sogar, daß dieser Cölomraum auf der linken Seite mit dem Pericard kommuniziert und daß der Trichter der nun rechten Niere bei diesen Docoglossen noch in das Hauptcölom mündet, von dem das Pericard nur unvollkommen sich getrennt hat. Für das Cölom nahm ich eine ursprünglich paarige Anlage an und für die Docoglossen erbrachte ich den Nachweis, daß die Gonade in dem linken Cölomraum entsteht.

Für die Rhipidoglossen stand mir eine alte Form, die *Cemoria*, zur Verfügung. Da zeigten sich denn auch diesbezüglich paarige Einrichtungen, indem die sekundäre Leibeshöhle bilateral symmetrisch angelegt ist, wie hierauf das dorsale und ventrale Mesenterium hinweisen.

Meine Auffassung von der cölomalen Abkunft der Gonade und des Pericards bei Chitonen wurde von niemandem bezweifelt, was in Anbetracht der bekannten Zustände auch schwer gefallen wäre, doch wurde das Vorhandensein eines ventralen Cölomes um das Darmsystem allgemein, sowohl von PLATE (10), PELSENEER als auch durch THIELE bezweifelt, THIELE überhaupt einem Cölom bei Chitonen verneinend entgegensteht, indem er „dessen Herkunft phylogenetisch auch ganz unerklärlich findet“ (11, p. 297).

Auch bezüglich des Cöloms der Docoglossen und allen Rhipidoglossen erging es mir nicht besser. Dasjenige, was ich als Cölom beschrieb, wurde sowohl von WILLCOX (12) als PELSENEER (9) für einen Teil der rechten großen Niere erklärt und nur der Nachweis meinerseits, daß bei den Docoglossen die Gonade in einem linken Cölomraum entsteht, machte WILLCOX vorsichtig, indem er in der linken¹⁾ Körperhälfte einen „funktionellen Vertreter des Cöloms“ (l. c., p. 31), der jedoch mit der einzigen Niere zusammenhängt, annimmt, indessen er auf der anderen Seite den cölomalen Raum leugnet, dort nur ein Schizocöl zugesteht.

Auch PELSENEER (l. c.), der ganz auf dem Standpunkt WILLCOX' steht und somit das Vorhandensein eines Cöloms, mit Ausnahme des Pericards, bezweifelt, und dasjenige, was ich für Cölom hielt, der rechten Niere zugehörig erachtet, scheint durch meinen oben angeführten Befund zur Vorsicht gemahnt worden zu sein, denn auch er gibt etwas von Cölom noch Uebriggebliebenes zu, indem er auf der linken Seite von einem cölomalen Rest ohne

1) WILLCOX ist wohl ein Schreibfehler unterlaufen, wenn er statt links rechts schreibt.

Zusammenhang mit dem Pericard spricht. Es soll dies „das Rudiment der Gonade“ (!) sein.

Es ist nun sonderbar, daß, obgleich beide diese Forscher dem wahren Sachverhalte nahe standen, indem sie den Zusammenhang meines Cöломraumes mit der rechten Niere feststellten, sie trotz meines Berichtes über die Entfaltung der Gonade in jenem Cöломraum, den wahren Sachverhalt nicht erkannten. Die Annahme, das „Cöлом“ müsse geschwunden sein, bildete für einen weiteren Schritt nach vorwärts das Haupthindernis, doch wie nahe beide Forscher der Wahrheit standen, das besagt ihre Annahme vom „Cöломrest“ und vom „funktionellen Vertreter des Cöloms“.

Mehr wie ein Umstand bekräftigt mich in der Annahme, daß ein Cölomschwund bei den hier in Frage kommenden Weichtieren nur im allgemeinen besteht und nur der Befund WILLCOX' und PELSENEERS, wonach mein Cöломraum mit der rechten Niere kommuniziert, ließ mir momentan die Sache unklar erscheinen, bis vorliegende, schon vor einiger Zeit abgeschlossene, doch wegen Zeitmangels nicht druckfertig gestellte Untersuchung mir volle Klarheit verschaffte.

Diese Studie erweiterte mir den Blick in die Cöломfrage und hat sie mir auch manche Irrtümer meinerseits aufgedeckt, so hat sie doch das Vorhandensein eines großen Cöломraumes und die große Rolle, welche das Cöлом in der Phylognese der Weichtiere spielt, nicht widerlegt. Dabei gewährt der tiefere Einblick eine wissenschaftlichere Erklärung für das stellenweise oder umfangreichere Zurücktreten des Cöloms, wie dies bisher geübt wurde.

Es ergab die Bearbeitung von ganz jungen Tieren von *Fissurella picta* HM., einer Form, über deren diesbezügliche Verhältnisse ich bereits früher für völlig ausgewachsene Exemplare (bis 10 dm) berichtet habe (6)¹⁾, daß bei ihr in der postlarvalen Jugend noch primäre Zustände bestehen, die phyletisch von einiger Bedeutung sind und im späteren Alter sich nicht mehr erhalten. Junge Formen von *Nacella radians* SCHUMACHER²⁾ und *Chiton* (spec.?)³⁾ dienten für Docoglosse und Placophore als Vertreter. Auch große (bis 6,5 dm) lange Exemplare von dieser *Nacella* hatte ich früher bearbeitet.

Selbstverständlich dienten hier sagittale und quere Schnitt-

1) Fundort St. Nicola in der Magelhanstraße.

2) Aus St. Nicola und Porto Guirior in der Magelhanstraße.

3) Aus Porto Guirior.

serien zur Untersuchung, was bei dem verhältnismäßig guten Erhaltensein des noch aus der Sammlung des „Vettor Pisani“ herrührenden Materials möglich war.

Da mir junge, schnittfähige Formen der Gattung *Fissurella* von anderen Arten als der *F. picta* nicht zur Verfügung standen — wenigstens nicht in so kleinen Exemplaren wie von diesen — bei schon etwas größeren Exemplaren aber auch schon bei *F. picta* mehr oder weniger definitive Zustände sich einstellen, so habe ich auf die Untersuchung anderer Arten verzichtet.

Es ist aber nicht einzusehen, warum jene postembryonal-ontogenetischen Verhältnisse sich nicht auch bei unseren mittelmeerischen Formen zeigen sollten.

A. *Fissurella*.

Wie ich schon früher berichtet habe, erstrecken sich die vorderen Enden anscheinend doppelter cölomaler Säcke bis sehr weit nach vorn hin, bis etwa in die Mitte der Buccalmasse. Hier liegen sie, voneinander durch ein ventrales Mesenterium getrennt, unter der Buccalmasse (Fig. 1 *bm*) mit ihrer äußeren Lamelle der Leibeswand fest an (mit rot). Es erstreckt sich hier jede der beiden Hälften der hier mächtigen Vorderdarmerweiterung (*ds*), lateral der Buccalmasse fest anlagernd, bis zur ventralen Sagittallinie; doch berühren sich die beiden Hälften hier nie, vielmehr liegt zwischen ihnen das Fußgefäß an dieser Stelle. Dorsalwärts reichen die Ränder der beiden Sackhälften hier noch nicht aneinander, dies erfolgt erst weiter nach hinten (Fig. 2).

Die scheinbar doppelten Cölomsäcke (Fig. 1 *nc*, *nc'*) stoßen mediosagittal fest aneinander, doch erstrecken sie sich dorsalwärts noch nicht bis ganz hinauf, so daß ein Teil der Darmsäcke und die Buccaldrüsen (*bd*) von ihnen unbedeckt bleiben. Erst weiter hinten, hinter der zweiten Hälfte der Buccalmasse, berühren sich die beiden Cölomsäcke auch dorsalwärts über dem Darmsystem, auf welche Weise jetzt ein ventrales (Fig. 2 *vm*) und ein dorsales (*dm*) Mesenterium bestehen. Eine weitere Veränderung besteht aber auch darin, daß die Wände der Säcke nicht mehr glatt sind, sondern einfache oder sogar verzweigte Falten in den Cölomraum (*nc*, *nc'*) entsenden. Solche finden sich hier ventral und dorsal, doch nie auf den lateralen Lamellen, die der Körperwand fest aufliegen. Die mediane Lamelle liegt von unten

den Pedalsträngen (*ps*), dann zum Teil der Radulascheide (*r*) und mit ihrem größten Teil der Vorderdarterweiterung auf. Auch an ihr finden sich in den Raum hinein gerichtete Falten.

In die äußere Lamelle stülpt sich hier jene Darmschlinge ein (*d*), welche den Uebergang zwischen dem hinteren Magenabschnitt und rückläufigem Dünndarm vermittelt (p. 6, Fig. 124 u. 125 *w*). Ein bleibendes dorsales Mesenterium (Fig. 2 *m'*) befestigt diesen Darmteil an die dorsale Körperwand und von ihm aus ragen zahlreiche Falten in den Cölonraum hinein. Ein gleiches bleibendes Mesenterium befestigt schon hier die vordere innere Spitze der linken Leber (p. 6, Fig. 124 u. 126) an die dorsale Körperwand (Fig. 2 *m*).

Wenn ich hier die Bezeichnung „bleibend“ betone, so tue ich es in Anbetracht der aufgeführten anderen beiden Mesenterien der scheinbar doppelten Cölomsäcke, denn diese können auch durchbrochen erscheinen (Fig 3 *vm*), wodurch die beiden scheinbar getrennten Cölomräume nur als Abschnitte eines einzigen großen Cölomraumes sich ergeben.

Ein Querschnitt, der die Körperlängsachse etwas vor dem After getroffen (Fig. 3), ergibt folgendes. Das besprochene Cölon (rot) nimmt den viel größeren rechten Körperabschnitt ein, indem ein viel kleinerer laterodorsaler von einem anderen Cölon (gelb) überkleidet wird. Letzteres ist die sogen. linke und ersteres die sogen. rechte Niere. Eine Kommunikation zwischen den beiden ist mir unbekannt.

Der linken „Niere“ habe ich dem bereits Bekannten weiter nichts hinzuzufügen, als daß ihre Wand, aus gleichmäßig höheren Nierenzellen bestehend, rechts einen Teil der linken Magenwand (*m*) überzieht, dann dorsalwärts sich auf den hinteren Magenteil (*d'*) fortsetzt und hier das bleibende dorsale Mesenterium zwischen den beiden Nieren (*m'*) bilden hilft, gleichzeitig aber mit ihrer medianen Lamelle den linken Leberlappen (*l''*) umhüllt. Ihre äußere Lamelle liegt zum größten Teil der dorsalen und zum geringeren der lateralen Körperwand fest an. Ein Trichter in das Pericard fehlt.

Die rechte „Niere“ oder, wie wir sie von nun an nennen wollen, das rechte Nephrocöl, hat einen immensen Umfang, denn es erstreckt sich in den gesamten großen Körperraum zusammen mit seinem hinteren Abschnitt, dem Gonocöl. Beide zusammen stellen somit ein einheitliches Nephrogonocöl dar.

Die folgende Schilderung möge diese Bezeichnungen rechtfertigen.

Es überzieht das rechte Nephrocölon alle Eingeweide (Fig. 3) und lagert die äußere Lamelle überall fest den lateralen Körperseiten an. Jenes Mesenterium, welches den rechten Leberlappen schon an der vorderen Spitze der Leber an der dorsalen Seite befestigte (Fig. 2 *m*), erhält sich entlang der ganzen Leber (Fig. 3 *m''*). Obgleich mit Ausnahme auf den lateralen Körperwänden das Nephrocölepithel überall Falten bildet, die in den Cölonraum hineinragen, so ist die dorsale Gegend unter dem Pericard (Fig. 3, 8, 9 *w*) doch am reichsten an solchen Falten. Alle Darmteile und jeder Leberlappen haben einen Ueberzug vom exkretorischen Epithel und bildet dieses, wo es eben der Raum gestattet, wie am oben genannten Orte, die reichsten Faltungen, doch nirgends so viele, wie an dem genannten Orte. Ein Querschnitt (Fig. 3), verglichen mit einem sagittalen Längsschnitte (Fig. 8), gewährt den besten Begriff von der großen Ausdehnung des rechten Nierencölon.

Das ganze rechte Nierencölon mündet durch eine rechtsseitige Papille, wie das geringere linke durch eine gleichseitige, unter dem After nach außen (Fig. 7 *np*), wie dies ja allbekannt ist. Wenn wir für jenen Teil des Nierencölon, welches fest unter dem Pericard lagert (*w* der Figuren), den früheren Namen Urinkammer beibehalten, so geschieht es, weil dieser Teil es ist, von welchem aus die Mündung nach außen erfolgt.

Zwischen der Hauptmasse der Leber und der Krümmung des Enddarmes, von dieser von hinten umfaßt, befindet sich der Genitalgang (Fig. 7 *gg*). Von der Urinkammer habe ich schon für die erwachsene *Fissurella picta* und für andere Fissurellen mitgeteilt und abgebildet (l. c., p. 6, Fig. 106), daß sie aus Nierenepithel besteht und noch reichlich Acini in ihr einmünden. Bei ganz jungen *Fissurellae pictae* sind zwar die Faltungen an dem Genitalgange nicht vorhanden, doch wird er von kubischem Nierenepithel gebildet, das erst unter, etwas oberhalb der Gonade (*ov*) zu einem Plattenepithel wird. Es verbindet der Genitalgang einen weiten Cölonraum, in dem sich eben die Gonade entfaltet, mit der Urinkammer.

Dieser Cölonraum nun, der bis zu einem gewissen Grade abgegrenzt erscheint, ist das primäre Gonocöl, ein Teil des großen rechten Cölonraumes. Es liegt im hinteren Abschnitt des Körpers (Fig. 7, 8, 9 *gg'*) und nimmt da einen umfäng-

lichen Raum ein. Mit seiner äußeren oder pleuralen Lamelle liegt es der Körperwand fest an und wird hier durch ein Plattenepithel gebildet, das keine Faltungen oder Fortsätze in den Cölonraum entsendet. Anders verhält es sich unter dem Pericard, denn hier ist der ganze, sich unter das Pericard einstülpende Sack (Fig. 7) von exkretorischem Nierenepithel gebildet. Man kann dann den Uebergang vom Plattenepithel (Fig. 6 *pe*) in das exkretorisch kubisch bis niedrig cylindrische Epithel (*gc*) verfolgen. Auch die ganze innere oder intestinale Lamelle des Gonocölon besteht, bis zu der schon angegebenen Stelle an der Gonade, aus exkretorischem Epithel und bildet dieses an dem Magen und Enddarne (Fig. 7, 8 *v*) stellenweise mächtige Faltungen. An der Stelle, wo der Genitalgang in die Urinkammer mündet (Fig. 7 *gg*), befindet sich der Nierentrichter (*t*), sich in das Pericard (blau) öffnend.

Allein dieser Gang ist nicht der einzige, der das primäre Gonocölon mit dem großen Nephrocölon jetzt noch in Zusammenhang erhält, denn etwas weiter medianwärts von der Mündung des Genitalganges öffnet sich bei 12 mm langen Tieren auch der unter das Pericard sich einschiebende Teil des primären Gonocölon (Fig. 7 *gg'*) in die Urinkammer (Fig. 8 *gg'*). Diese Mündung möchte ich dem anderen Gange gegenüber nicht gleichwertig stellen, denn wie es sich schon bei etwas größeren Exemplaren (18 mm langen) als die beiden obigen sind, zeigt, ist dadurch, daß der freie dorsale Rand der Doppellamelle der Gonade mit dem Genitalgange verwächst, die Gonade diesem Cölonabschnitt gegenüber abgeschlossen und dieser gehört nun dem Nephrocölon im engeren Sinne an.

Auch eine andere Mündung des primären Gonocölon stellt nur ein postembryonal-ontogenetisches Stadium dar, eine Mündung des primären Gonocölon direkt in das Pericard. Es findet sich diese Mündung auf der linken Pericardhälfte (Fig. 9 *op*) als eine schmale Spalte, denn sie erhält sich nur auf 3 Schnitten der beiden Serien.

Des Beweises halber habe ich diese Stelle auch bei stärkerer Vergrößerung abgebildet (Fig. 11). Es geht das dorsale Plattenepithel kontinuierlich in jenes des Pericards (*pc*) über, indessen das kubische exkretorische Epithel, allmählich niedriger werdend, an das Pericardepithel anstößt. Schon auf dem dritten darauffolgenden Schnitte sieht man eine dorsale Querfalte nach unten

ragen, der dann noch weiter nach links mit einer gleichen ventralen den Abschluß besorgt.

Also auch diese Kommunikation ist vergänglich, denn bei 18 mm langen Tieren ist das Pericard an dieser Stelle geschlossen.

Was nun die Gonade oder das sekundäre Gonocölon selbst anbelangt, so entsteht es an der inneren Lamelle einer langen hufeisenförmig nach kopfwärts zu offenen Falte an dem visceralen Blatte des primären Gonocöls (Fig. 8, 9 *ov*), indessen die äußere Lamelle der Falte zeitlebens ein dünner, mit dem Ovarium fest verwachsener Plattenepithelüberzug bleibt. Es liegt also die Gonade als ein anfangs peripher hufeisenförmiger Sack ventralwärts im primären Gonocöl drinnen (Fig. 4 *ov*). Vorn und oben ist es offen und auf der rechten Seite mündet es durch den Genitalgang in das große Nephrocölon. Es ist dies insofern ein noch ontogenetisches Verhalten, als auch bei der *Fissurella picta* die Gonade bei erwachsenen Tieren (von 18 mm langen angefangen) durch Entfaltung nach innen zu eine gleiche schalenförmige Gestalt gewinnt, wie ich dieses auch für andere Arten (p. 6, Fig. 107) abgebildet und beschrieben habe.

Bevor ich weiter ginge, möchte ich noch einiges über das exkretorische Cöloepithel mitteilen. Es ist dies, soweit nicht die Stellen mit plattem Epithel in Betracht kommen, das bekannte Nierenepithel der Mollusken. Gewöhnlich hochkubisch (Fig. 6), kann es stellenweise, so unter anderem ventral von den Pedalsträngen, niedrig cylindrisch werden (Fig. 5 *nc.e*), bei starker Faltung, so an der Urinkammer und fast überall am Darmkanal und Leber hochkubisch sein (Fig. 10 *nc.e*). Pigment fand sich im Epithel an den viele Jahre in Alkohol gelegenen Objekten nicht vor.

Liegt nun das exkretorische Epithel ohne ansehnlichere Faltenbildung dem Darmsystem an, so sieht man überall, daß vielverzweigte Blutlakunen (Fig. 5 *sp*) von außen das Epithel umspinnen. Diese, am Darm in der Muscularis sich findenden Blutspalträume (Fig. 10 *sp*), kommunizieren direkt mit einem feinen Spaltraumsystem (*s*), das zwischen den sich berührenden Lamellen des vielfach gefalteten Nierencöloepithels sich überall vorfindet. Es ist dies ein primärer Zustand des peripheren Blutgefäßsystems und, wie wir weiter unten sehen werden, erklärt es die große Ausbreitung des Nephrocöloms.

Bei ganz jungen *Fissurellae pictae* finden sich somit, wie überall, 2 sogenannte Nieren, eine rudimentäre linke und eine

große rechte vor. Doch ist diese große rechte Niere keine solche im strengen Sinne des Wortes, sondern ein großes, in die ganze Körperhöhle sich erstreckendes und das ganze Darmsystem umlagerndes Cöлом, von dem sich zwar ein hinterer Teil als Gonocöлом zu sondern beginnt, letzteres jedoch einen innigen Zusammenhang mit dem eigentlichen Nierencöлом und dem Pericard wahrt, zum Teil noch exkretorisch wirkt und nachdem aus ihm die Gonade abgesondert und ihr von ihm aus auch ein Ausführweg gegeben ward, auch dieser Cöломteil zu Nierencöлом wird.

Ein Cöлом als solches, als Fertiges, hat bekanntlich auch bei den Anneliden, wo es sich ja in seiner vollen Ursprünglichkeit erhält, wie denn auch anderwärts, zwei Hauptfunktionen zu verrichten. Die eine dieser ist die Exkretion (Chloragogenzellen), die andere das Erzeugen der Geschlechtszellen.

Während nun exkretorische Funktion an dem Nephrogonocöлом von der ganz jungen *Fissurella picta* sich in ursprünglicher allgemeiner Ausdehnung erhält, lokalisiert sich die geschlechtsstofferzeugende Tätigkeit in bestimmter Weise, ohne freilich, daß das Gonocöлом damit die exkretorische Tätigkeit ganz aufgeben würde. Erstere findet sich vielmehr nur an einem bestimmten Teil des Gonocölooms, während der andere Teil desselben, jener nämlich, der unter das Pericardium sich fortsetzt, die Nierentätigkeit beibehält. Letzterem Umstand ist es vielleicht auch zuzuschreiben, daß jener exkretorische Teil seinen Zusammenhang mit dem Nephrocöлом einstweilen beibehält.

Sind auch nun die dargestellten Zustände nur rein ontogenetischer Art bei *Fissurella*, so besitzen sie doch einen hohen Wert bei der Beurteilung der Phylogenese des Cölooms bez. jener der aus sie hervorgehenden Organe. Sie beweisen das Erhalten-sein des Cölooms und hätten meine Gegner, statt sich ganz auf das Verneinen zu beschränken, die Verhältnisse besser, jedenfalls eingehender gewürdigt, so wäre wohl die Cöломfrage für die Mollusken längst erledigt.

Bekanntlich sind die Nieren- und Geschlechtsdrüsenzustände bei erwachsenen oder doch älteren Fissurellen mehrerer bisher hierauf bekannter Arten verschieden von dem, was ich hier über ganz jugendliche Fissurellen bringe. Auch meine, wohl ausführlichsten Schilderungen weichen davon ab. Die Abweichungen sind da, allein so wie die Zustände bei den erwachsenen oder doch

älteren Tieren (*F. picta*, *graeca*, *costaria*, *crassa*) sich finden, sind sie nur als weitere Differenzierungen aus jenem ganz jugendlichen Verhalten bei *F. picta* ableitbar.

Zunächst was die Niere (rechte) betrifft, so ist es klar, daß bei älteren Tieren eine volle Entfaltung der Nierenacini (5, 6) aus dem Nierencölom erfolgte: es entsteht aus dem großen Cölom eine acinöse Drüse, wozu bei dem ganz jungen Tiere der Beginn gegeben ist¹⁾. Infolge der Konzentration des exkretorischen Gewebes wird das Darmsystem nicht allseitig mehr von exkretorischen Lamellen umhüllt, sondern es vereinigen sich die periintestinalen Bluträume zu größeren Spaltsystemen, von welchen aus das venöse Blut dem nun konzentrierten Nierengewebe zugeführt wird. In der Ausbildung größerer periintestinaler Venenräume liegt somit der Hauptgrund zur Konzentrierung des Nierengewebes.

Je höher das periintestinale Venensystem sich entfaltet, um so konzentrierter gestaltet sich die Niere, wie wir hierfür in den jüngeren Abteilungen der Prosobranchier, um bei diesen zu bleiben, Beispiele vor uns haben. Aber auch der exkretorische Teil des Gonocöloms gelangt bei diesen in Wegfall, was schon bei älteren Fissurellen die zweite Kommunikation des Gonocöloms mit der Niere überflüssig macht.

Anders freilich verhält es sich mit der pericardialen Kommunikation des Gonocöloms, die ein sehr alter Zustand ist und sich nur noch bleibend bei *Nautilus* und manchen Aplacophoren (Neommien) erhält und deren Verschwinden einem jüngeren phyletischen Stadium entspricht.

Mein früherer Irrtum bei *Cemoria* u. a. lag somit, um auf diese Frage zurückzukommen, nicht darin, dort etwas von Cölom gesehen zu haben, was nicht besteht, als vielmehr darin, den Zusammenhang des ventralen gonocölen Abschnittes (p. 6, Fig. 139 mit rot) mit dem, den ich als Niere bezeichnet habe (*n*), nicht erkannt zu haben, was dann WILLCOX und PELSENEER berichtigten.

Eine andere Frage ist die, ob es bei *Cemoria* paarige Gono-

1) Bei der Konzentrierung des Cöloms zu einer acinösen Niere bleibt aber ein Cölomabschnitt an der Buccalmasse bei *Fissurella* bestehen, der bei den beiden mittelmeeischen Formen ein stark dunkel pigmentiertes Epithel führt und dessen ich schon öfter erwähnt habe. Ob nun dieser Cölomabschnitt etwa durch einen schmalen Gang mit der rechten Niere noch in Verbindung bleibt, weiß ich zur Zeit nicht.

nephrocöle gibt oder ob ich nach PELSENEERS Ansicht mich bezüglich bilateral symmetrischer Zustände dort geirrt habe. Ich glaube an diesen Irrtum nicht und halte noch an meiner früheren Aussage fest¹⁾. Ich nehme darum an, daß das ganze linke Gononephrocöl bis auf die rudimentäre linke Niere bei Fissurellen (Scissurella etc. mitgerechnet) sich rückbildete, bevor das rechtsseitige Nephrogonocöl, auf die linke Seite übergreifend, nun den ganzen Leibesraum beherrscht hätte.

B. Nacella.

Die auf das Nephrogonocöl von mir von neuem untersuchte Docoglosse war Nacella radians, also eine echte Cyclobranche, bereits ohne Nackenkieme, somit eine jüngere Form²⁾.

Bezüglich des Nephrogonocöloms herrschen hier auch dieselben Verhältnisse wie bei den Monobranchen und ein Unterschied, wie ich dies bereits früher festgestellt habe, bezieht sich auf die größere (Cyclobranchen) oder geringere (Monobranchen) Ausdehnung der rechten „Niere“ dorsalwärts.

Die linke Niere ist bekanntlich rudimentär bei allen Docoglossen und ich konnte auch keine Verbindung mit dem Pericard feststellen. So erging es mir auch diesmal bei Nacella radians. Darum nehme ich auch an, daß der durch E. S. GOODRICH (2) gesehene linke Trichter bei P. vulgata dem Pericard zu blind abgeschlossen ist, und diese Annahme deckt sich mit jener anderer Forscher.

Es mündet die linke Niere durch eine ansehnliche Papille (Textfig. 1 A *np'*) links vom Afterdarm (*d*), dann erweitert sich die linke Niere nach hinten (B *n'*) und liegt hier fest dem Pericard an (*p*), doch finde ich hier keine Verbindung mit diesem, auch keinen rudimentären Trichter. Rechts vom After mündet etwas weiter nach hinten die rechte „Niere“ nach außen (B *n*). Dort wo der Enddarm nach links biegt, fehlt bereits die linke Niere, die ja ein glattwandiger kleiner Sack ist und nur die Urinkammer

1) Bei einem Fabrikbrande 1900 in der nächsten Nachbarschaft meiner Wohnung mußte bei mir schleunigst ausgeräumt werden, bei welcher Gelegenheit mir 2 Präparatenkästen, auch die Serien von Cemoria enthaltend, zertrümmert wurden.

2) Die mit Nackenkiemen versehenen Docoglossen für jüngere zu erklären wie die mit Kranzkiemen, indem die Nackenkieme mit der der Zeugobranchier für nicht homolog angegeben wird, wie dies von THIELE geschah, heißt den Sachverhalt völlig verkennen!

der rechten Niere (C *n*) nimmt den, weiter vorn durch die linke Niere, Afterdarm und der rechten „Niere“ innegehabten Platz (B) ein. Es kommuniziert die sonst nicht abgegrenzte Urinkammer mit dem großen Nephrocöl.

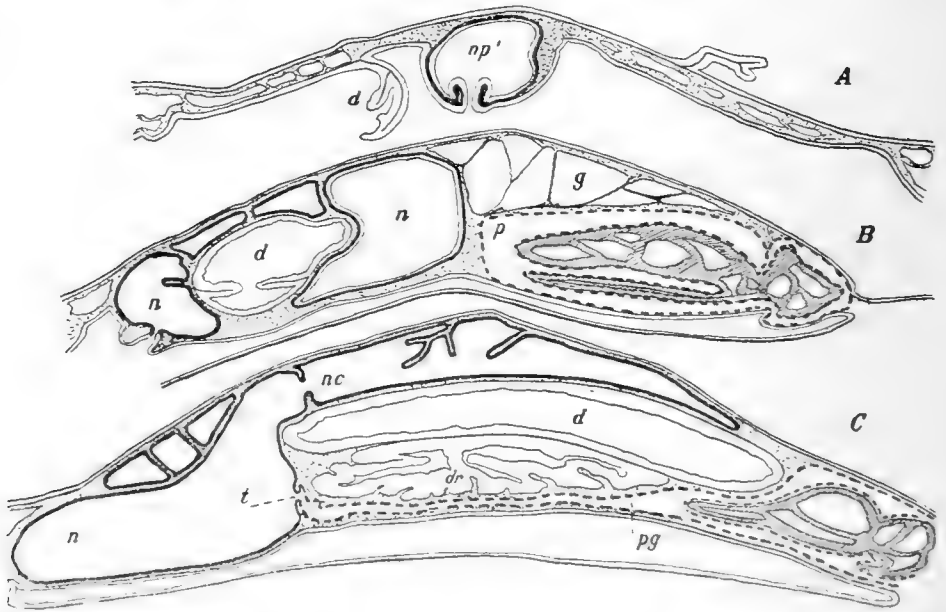


Fig. 1. 3 hintereinander folgende Querschnitte durch den allerhintersten Abschnitt des Kiemenhöhlendaches von *Nacella*. *np'* linke Nierenpapille, *d* Enddarm, *nc* Nephrocöl, *p* Pericard, *pg* Pericardgang, *t* Nierentrichter, *g* venöse Gefäße. Das Herz schraffiert, Pericard mit unterbrochener Linie.

Dieses breitet sich dorsalwärts (C), vielfach Aussackungen bildend (*nc*), entlang des ganzen Körpers, hinter der Kiemenhöhle wie vor derselben aus. Es schlägt sich dann entlang der ganzen rechten Seite und hinten nach ventralwärts um, als ein einheitlicher großer Sack (*nc'*) und erreicht auf diese Weise im ganzen Vorderkörper die mediane Sagittalebene (Fig. 2 A). Anders in der Gegend der Gonade, wo es jene Grenze nicht erreichth (Fig. 2 B). Auf der anderen, also der linken Körperseite, liegt nämlich die linke Cölomhälfte, in der die Gonade lagert, wie ich dies früher schon für *Ancistromesus* und *Nacella vitrea* auf Totalbildern dargestellt habe (p. 6, Fig. 77, 79).

Diese linke Cölomhälfte ist somit von der anderseitigen entlang seiner ganzen Länge medioventral abgegrenzt bei *Ancistromesus* und *Nacella* (p. 6, Fig. 77, 79 b; und hier Textfig. 2 A, B), nicht aber bei *Scutellina*, wo sich entlang der medioventralen Sagittalebene bloß eine breite Falte vorfindet (l. c., Fig. 4, 6, 19). Der erste Zustand ist jedenfalls der ältere, aus welchem dann durch den Schwund der beiden Mittellamellen der zweite sich ableiten läßt, wie auch bei *Fissurella*.

Der Unterschied zwischen den Monobranchen und den Cyclobranchen besteht somit bezüglich der beiden Cölonhälften darin, daß bei ersteren das Gonocöl, denn als solches müssen wir den linksseitigen Teil ansprechen, ventralwärts entlang seiner ganzen Länge nach mit dem größeren Nephrocöl in Kommunikation steht, während bei den Cyclobranchen diese Kommunikation nicht besteht, das Gonocöl vielmehr ventralwärts dem Nephrocöl gegenüber völlig abgeschlossen ist. Bei diesem reicht der ganze dorsale Rand des Gonocöls nach oben, schlägt sich hier auf die Dorsalseite um und bedeckt somit die ganze linke dorsale Körperseite im Eingeweidesacke (Textfig. 2 A u. B). Hier dorsalwärts kommuniziert nun das Gonocöl vielfach mit dem großen Nephrocöl. Es ist die Verbindung der beiden Cölon-teile somit eine dorsale.

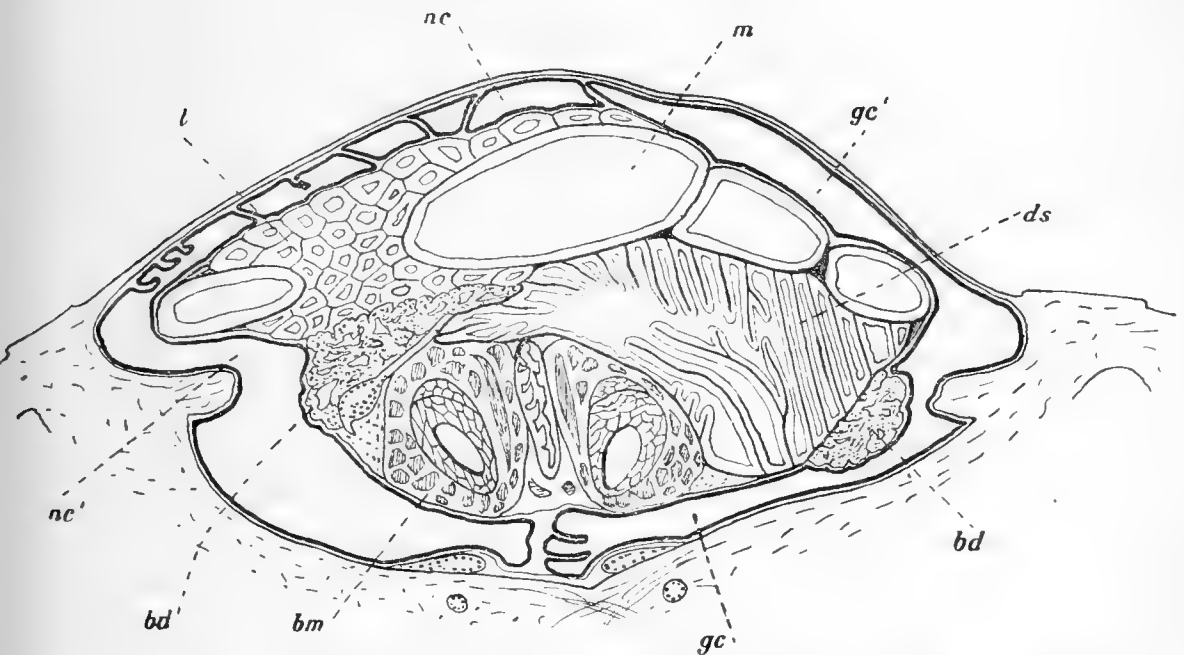


Fig. 2 A. Querschnitt durch die hintere Gegend der Buccalmasse *bm* von Nacella. *nc* Nephrocölon, *nc'* dessen rechte und *nc''* dessen linke Hälfte (das ganze Nephrocöl mit breiter Linie), *bd* Buccaldrüsen, *ds* Vorderdarm-erweiterung, *l* Leber, *m* Magendarm.

Ich habe schon in meinem zitierten Werke über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier angegeben und auch mit einer Abbildung erleuchtet (Fig. 15), daß bei den Monobranchen die rechte „Niere“ dorsalwärts lange nicht die Ausdehnung besitzt wie bei den Cyclobranchen. Sie ist vielmehr ein mäßig großer Sack, der in eine Urinkammer mündet, doch geht die Verbindung zum Pericard von ersterem ab. In den Nierensack mündet nun

der ganze ventrale Cölomraum auf der rechten Seite. Dieser ventrale Cölomraum führt ein verschiedenes Epithel, wie ich das an angeführtem Werke erörtert habe, und der größte Teil davon ist sicher exkretorischer Natur. Bei Brunsttieren ist aber dieser ganze ventrale Cölomraum von der Gonade ausgefüllt (l. c., Fig. 4, 19), wobei aber die Gonade als in das Cölom vorgestülpt zu denken ist.

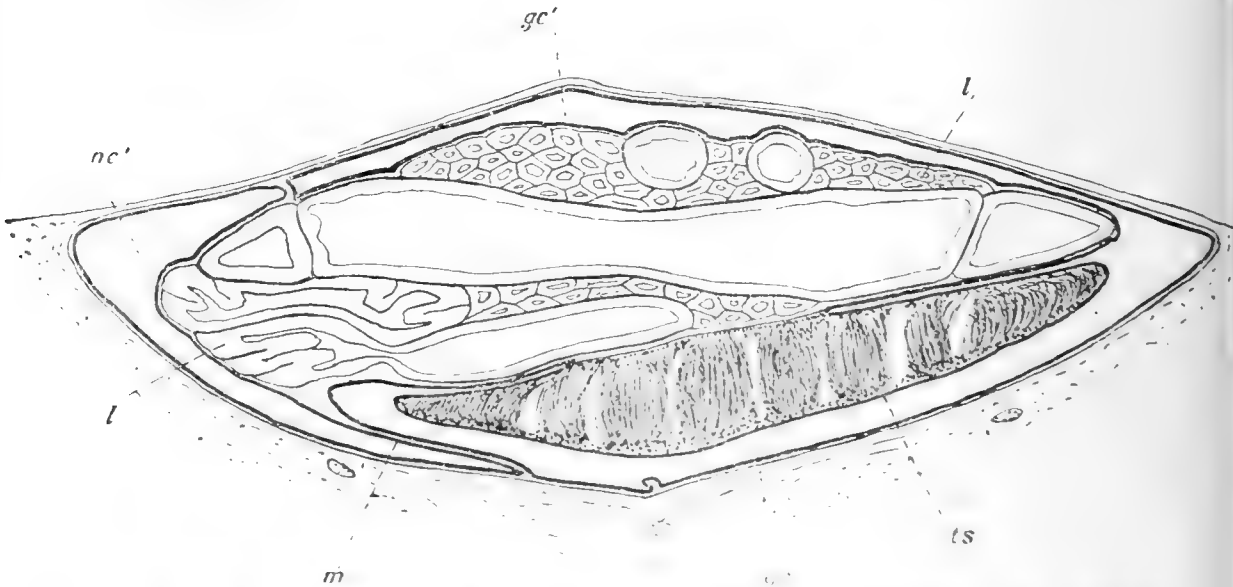


Fig. 2B. Querschnitt durch die hinterste Körperhälfte von *Nacella*. *l* Leber, *ts* Hoden, *nc* rechte, *gc'* linke Hälfte des Cöloms, *m* Mesenterium zwischen beiden.

Nach alledem ist das Gonocöloin der Cyclobranchen nur ein Teil des Gonocöloms der Monobranchen, nämlich die linke Hälfte. Während dann das Epithel des Monobranchen-Gonocöloms zu einem guten Teil exkretorisch ist, ist das durch die mediane Sagittallamelle abgegrenzte Gonocöl an der ganzen dorsalen Hälfte mit exkretorischem Epithel überzogen. Ein Trennen des Gonocöl vom Nephrocöl ist somit auch bei den Docoglossen, ähnlich wie bei Fissurellen, in gewissem primären Stadium undurchführbar, es handelt sich eben auch bei ihnen um ein Nephrogonocöl.

Welcher Zustand des gonocölen Verhaltens bei den Docoglossen der ursprüngliche ist, darauf könnte man zur Zeit wohl keine bestimmte Antwort erteilen. Jedenfalls aber wäre das Zurücktreten des Nierengewebes auf der dorsalen Körperseite bei Monobranchen und das Sichkonzentrieren auf einen verhältnismäßig geringen Sack, auf den Umstand der starken Netzbildung des Venensystems dort zurückzuführen, indessen dort bei Cyclo-

branchen eine große Venenlakune besteht. Mit der besseren Entfaltung des Eingeweidevenensystems ist bei Docoglossen auch die geringere Entfaltung des Cöloms, das ja zwischen das Darm-system nicht eindringt, den jungen Fissurellen gegenüber zu erklären, denen gegenüber bei erwachsenen (oder phyletisch älteren) Formen mehr docoglossenartige Verringerung des exkretorischen Gewebes sich einstellt.

Hier möchte ich darauf hinweisen, daß sowohl das Ovar als auch der Hoden vorn und dorsalwärts eine Spalte aufweisen wie bei Fissurella, und der Gonadensack während der Brunft nicht erst zu platzen hat¹⁾.

Völlig abgeschlossen ist das Gonocöl der Monobranchen dem Pericard gegenüber auch nicht, wie ich dies an anderem Orte dargestellt habe (6), und der Nierentrichter mündet in einen langen Divertikel des Cöloms. Dies Divertikel ist bei den Cyclobranchen völlig in das Pericard eingezogen (Textfig. 1 C *pg*), das Pericard ist abgeschlossen.

C. Chiton.

Auch hier sind es wenig neue Tatsachen, die ich meinen bisherigen Befunden beifüge, doch sind dieselben geeignet, die bekannten Zustände durch eine bessere Erklärung verständlicher zu machen. Zuvörderst möchte ich bemerken, daß ich zwar meinen Irrtum gern einsehe bezüglich des Vorhandenseins eines Cölom-raumes um das Darmsystem herum, doch gelange ich darum, wie aus dieser Darstellung hervorgehen wird, nicht in die Zwangslage, THIELES Aussage: meine Behauptung eines Cöloms dortselbst sei „kühn“ gewesen, zugeben zu müssen. Vielmehr muß ich diesem sonst so kühnen Forscher gegenüber, der die Solenogastren zu Würmern stempelt und mit Gordiden und Anneliden für „nächst verwandt“ erklärt (und dies nach einer „15-jährigen Beschäftigung mit der Anatomie der Mollusken!“ bedauern, daß er nicht mehr Forschermut hier entfaltet hat.

Mein Irrtum erklärt sich auf die Weise, daß um das Darm-system herum, sowie besonders an dem Aufhängebande, und

1) Während bei Fissurella das Keimlager an der einen Seite einer Einfaltung sich zu bilden beginnt und die Gonadenanlage vom Anfang an eine Höhlung aufweist, ist, wie ich dargestellt habe (6), die Anlage der Gonade bei Docoglossen anfangs solid. Letzterer Zustand kann nur als eine sekundäre Modifikation gelten.

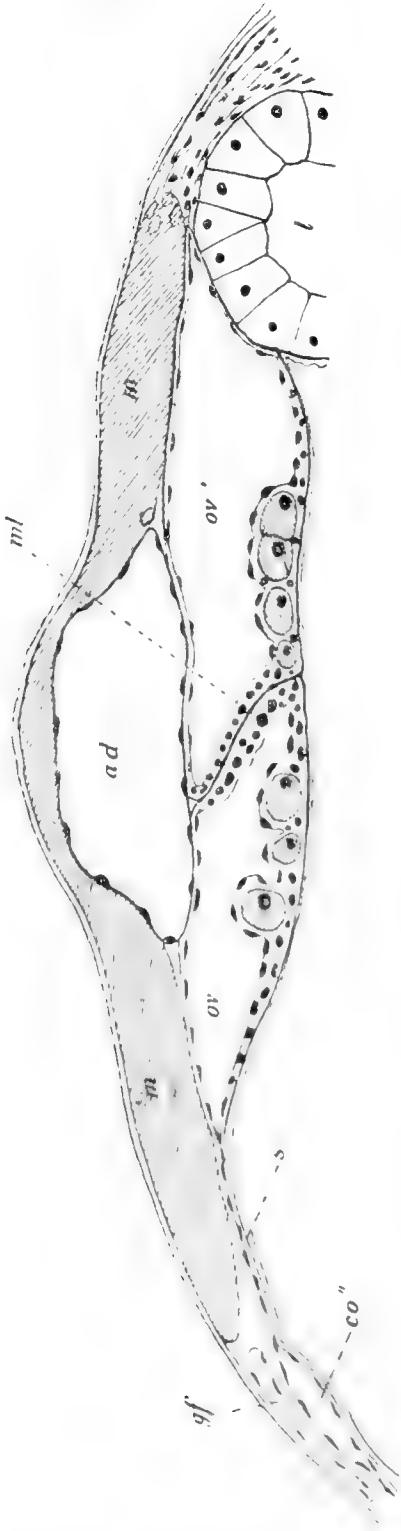


Fig. 3. Dorsaler Teil eines Querschnittes durch einen 6 mm langen Chiton (spec.?). *ov* Ovarium, *s* Seitenlamellen, *co''* Cölorest, *gg* Gefäß, *ad* Aorta dorsalis, *l* Leber, *ml* Medianlamelle.

noch ähnlichen Bindegewebszügen, am Enddarm herum, eine Lage von flachen bindegewebigen Zellen ein Plattenepithel vortäuscht, wie sich ja ein solches auf gleiche Weise in den Blutgefäßen entfaltet hat, das Endothel der Blutgefäße. Denn es handelt sich dort, PLATE und THIELE haben recht, um einen venösen Blutraum. Und gerade dieser Blutraum war es, der das Cölom dort verdrängt hat. Die genaue Kenntnis der cölokalen Verhältnisse der Doco- und Rhipidoglossen hätte gewiß zu weiteren Nachforschungen bei den Chitonen veranlaßt haben müssen!

Wenn man genügend dünne Querschnitte (Textfig. 3) durch junge Chitonen betrachtet, so wird man gewahr, daß an der Seitenecke des noch nicht völlig entfalteten Ovariums (*ov*) die hier aus Plattenepithel bestehende Ovarialwand nicht abschließt, sondern daß seine Blätter an der Seitenwand des Körpers unter der Dorsalmuskulatur (*m*) sich fest aneinander lagern (*s*). Daß dann stellenweise diese Lamellen bis zu einem geringen Spalt (*co''*) auseinanderrücken, um dann völlig wieder aneinander zu schließen und in der Nierengegend zu einem Strange zu verschmelzen. Schon bei größeren Tieren, also solchen über 6 mm Länge, fanden sich solche Spalträume zwischen den beiden Lamellen nicht mehr und die beiden Lamellen als solche waren nicht mehr erkenntlich, vielmehr fanden sich nur noch Zellstränge am

gleichen Orte vor. Dieser Prozeß scheint auf der linken Körperhälfte über der Leber (*L*) früher einzutreten, wenigstens waren solche mit Epithel überzogene Spalträume ohne Blutgerinnsel dort viel seltener. Bei noch älteren Tieren ist dann der Ovarialsack lateralwärts gut abgeschlossen und auch die Doppellamelle (*ml*), welche die beiden Ovarialsäcke voneinander trennt, geschwunden.

Das gleiche Verhalten sehen wir auch auf Längsschnitten jüngster Chitonen. Am kopfwärtigen Gonadenende legen sich die beiden Lamellen der Gonade (Textfig. 4 *t*) aneinander, wobei an lateralwärtigen Schnitten anfangs diese Lamellen sich noch nicht berühren (*s'*), dann aber zu einem soliden Strange werden. Das so gebildete Band habe ich schon früher beschrieben.

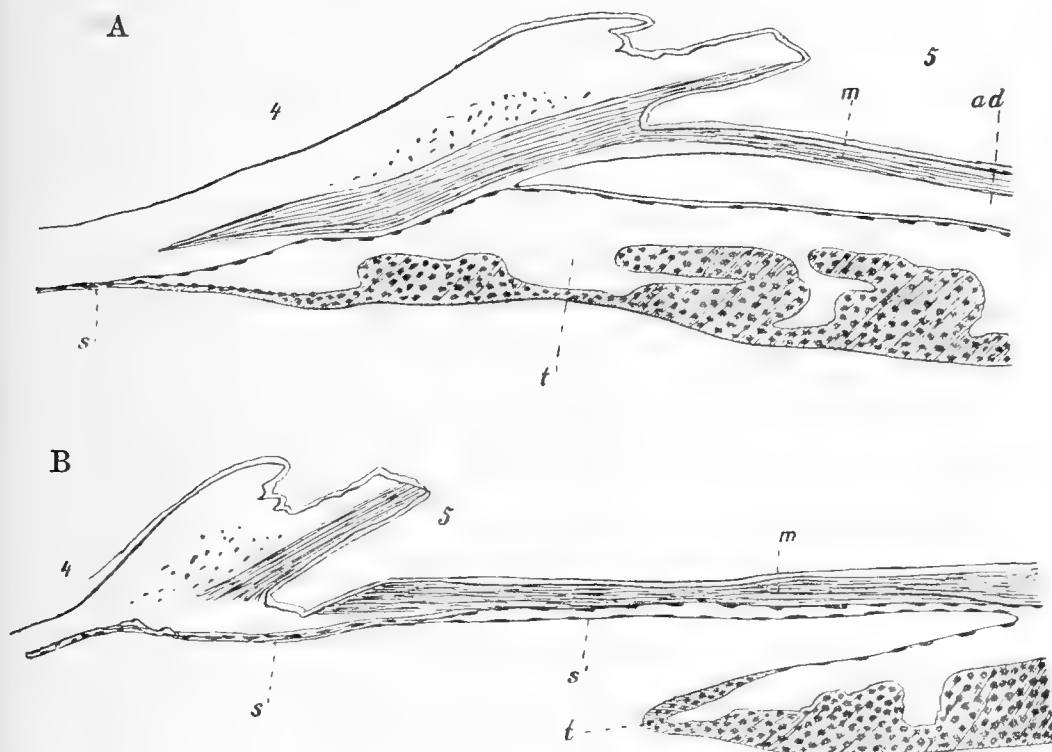


Fig. 4A u. B. Stücke zweier Sagittalschnitte durch einen 6 mm langen Chiton. A lateral, B median. 4, 5 vierte und fünfte Schuppe, *m* Muskel, *ad* Aorta dorsalis, *t* Hoden.

Anders verhält sich das hintere Gonadenende. Dieses (Textfig. 5 *t*) ist dem Pericard (*pc*) gegenüber jetzt schon völlig abgeschlossen, da die Abgrenzung des Gonocölon dem Pericard gegenüber durch eine von dorsal nach ventralwärts gerichtete Einschnürung erfolgt. Zwischen beiden Lamellen befindet sich Bindegewebe. So verhält sich dies hintere Band (*v*).

Wie werden wir nun das Beschriebene zu erklären haben? Meines Dafürhaltens auch bis dann, bis die Ontogenese eingreifen wird, nur auf eine Weise.

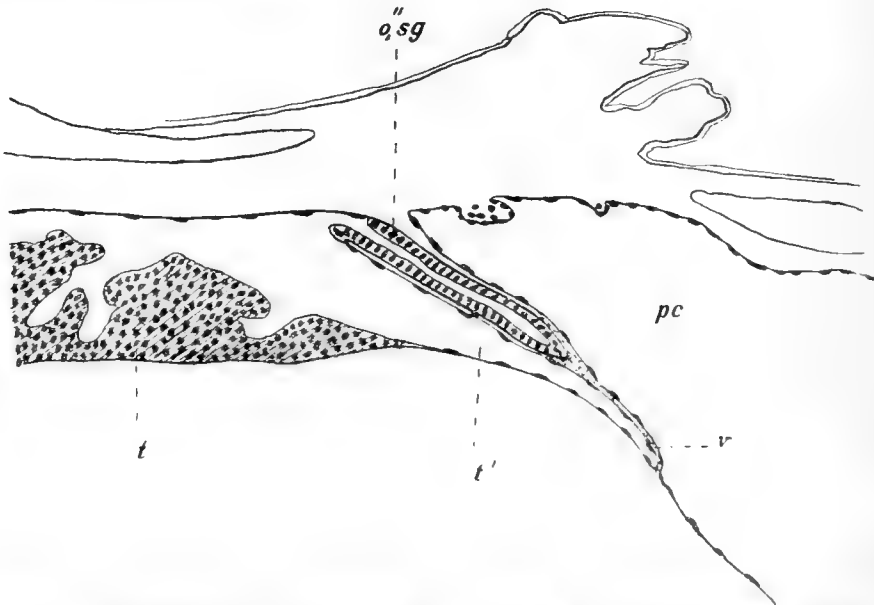


Fig. 5. Sagittalschnitt durch das hintere Hodenende von einem 6 mm langen Chiton. *t* Hoden, *ösg* Öffnung des Samenganges, *pc* Pericard.

Denken wir uns nämlich um ein Darmsystem herum doppelte d. h. bilateralsymmetrisch angelegte Coelomata, wie dies Textfig. 6 A auf dem Querschnitt darstellt. Des weiteren nehmen wir an, daß diese Cölome durch einen Druck nach außen gedrängt werden, dabei aber dieser Druck die größte Wirkung in der Mitte erreicht, weil dort der geringste Gegendruck in der Cölomhöhle selbst besteht. Dies ist nämlich der Vorgang: oben entfalten sich jederseits die beiden Gonadencölome (*Bgc*), ventrolateral das Nierencölom, in der die beiden verbindenden Cölomregionen aber weiter nichts überdecken; hier (*c'*) wird somit die Gegenwirkung die denkbar geringste sein.

Es kann als innerer Druck nur eine mächtiger sich anhäufende Blutmenge gelten, denn hier entfaltet sich ja eine große venös-periintestinale Lakune. Warum freilich diese sich einstellt, dafür bedarf es noch der Erklärung; wohl aus ähnlichem Grunde wie bei den Prosobranchiern.

Mit den höheren Blutdruckverhältnissen stellen sich insofern auch andere Zustände bei den Chitonien ein, als das lateral gelegene Cölom (*Cc'*) für die Exkretion außer Betracht gelangt, da die Nieren (*n*) inzwischen ihre Entfaltung erreicht haben. Sie gestaltete sich jederseits zu einer ansehnlichen, die ganze Körper-

länge durchziehenden acinösen Drüse mit einem mächtigen Hauptgange, und die ganze Drüse kann infolge ihrer Umspülung mit venösem Blute vorzüglich ausscheiden. Damit Hand in Hand rückbildet sich das Zwischencölon, welches ursprünglich die Verbindung zwischen Gono- und Nephrocöl besorgt hatte.

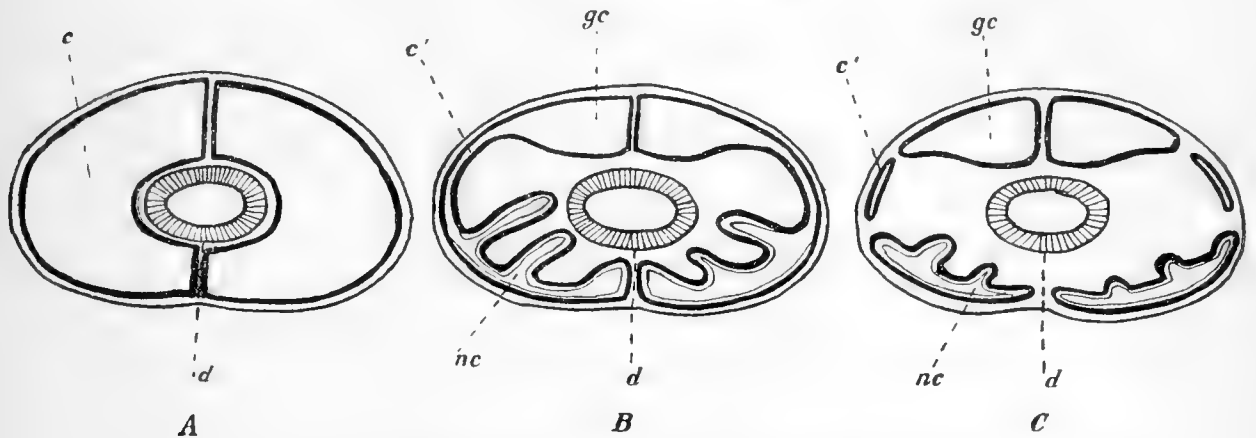


Fig. 6. Drei Querschnittsschemata, die cölomale Rückbildung bzw. Umbildung der Chitonen demonstrierend. *c* Cölon, *d* Darm, *gc* Gonocöl, *c'* Seitencölon, *nc* Nephrocölon, *n* Niere.

Es würde sich somit bei den Chitonen zeitig ein Zustand sekundär entfaltet haben, der jünger ist als jener bei jungen Fissurellen, womit ja auch in Einklang stehen würde die frühe Abspaltung der Geschlechtsgänge von den Nierengängen, ein Zustand, der sich ja bei den Prosobranchiern erst später einstellt.

Damit ist aber den Chitonen jene wichtige Ahnenrolle, die ihnen bisher eingeräumt wurde, durchaus nicht genommen, denn wie deutlich genug der Urahn der Neochordaten, der Amphioxus u. a. zeigt, können sich bei solchen den Ahnen zunächststehenden Formen eigenartige Verhältnisse einstellen, ohne daß dadurch gewisse Urzustände verwischt würden. Und gewiß verhält es sich ähnlich mit den Chitonen, von denen aus ein Zweig zu den Prosobranchiern, der andere zu den Aplacophoren hinüberführt.

Werfen wir nun einen Blick auf die cölomalen Verhältnisse der Mollusken überhaupt, so finden wir, daß die bilaterale Symmetrie das volle Erhaltenbleiben des Cöloms bei den Chitonen nicht verbürgt, im anderen Falle aber, bei Nautilus nämlich, mit dem größtausgedehnten Cölon sich erhält.

Andererseits sehen wir aber auch, daß sich ein mächtiges Cölon entfalten kann mit allen nur möglichen Erfordernissen, ohne

daß eine paarige Darmausstülpung ontogenetisch dazu als Beginn gedient hätte. Denn es wäre tatsächlich nur das konservative Festhalten an einem eingebürgerten Gedanken, wenn wir diesen Bildungsmodus für das Cölom voraussetzen wollten. Im Gegenteil, das Mesoderm ist ein gemeinsames Kind der beiden Urkeimblätter, des Ekto- und Entoderms, aber nicht das einzige, das Mesenchym folgt noch darauf. Festgestellt ist es denn auch heute, daß das Cölomesoderm nur bei Echinodermen, Brachiopoden und Vertebraten enterocölen Ursprungs ist, während unter den Würmern neben dieser Entstehungsweise auch die teloblastische bestehen kann. Andererseits kann auch bei durchgehend teloblastischer Entstehungsweise gelegentlich enterocöle Entfaltung stattfinden, wie eben die Mollusken hierfür in *Paludina*¹⁾ ein Beispiel liefern. Welche die ursprüngliche Entstehungsweise ist, kommt hier nicht in Betracht, bemerkt soll bloß werden, daß eine teloblastische Entstehungsweise des Hauptmesoderms (im Gegenteil zum Mesenchym) dessen cölomale Natur nicht ausschließt. Uebrigens sind die allerdings noch zu ergänzenden ontogenetischen Befunde KOWALEVSKYS (8) über *Chiton* hier maßgebend. Ich führe dies hier bloß an, weil eine Aussage THIELES (11, p. 297), wenn ich ihn nicht mißverstehe, vielleicht auf die teloblastische Entstehung des Hauptmesoderms Bezug nimmt, denn er ist der Meinung, daß die Herkunft der sekundären Leibeshöhle „phylogenetisch ganz unerklärlich sei“.

Im Gegenteil, so wie die Sachen zur Stunde stehen, beginnt das Cölom bei Chitonen teloblastisch und entfaltet sich bis zu einem gewissen hohen Grade, um dann, vielleicht erst postembryonal, sich in Gonade, Pericard und Niere zu differenzieren — wie weit Muskulatur auch an den Darm geliefert wird, wird die Organontogenese feststellen — und einen mittleren Abschnitt zwischen Gonade und Nieren rückzubilden. Dabei nehme ich an, daß ein Paar primäre Ausführwege aus dem Cölom bestanden, die direkt nach außen leiteten. Diese finden sich bei manchen Aplacophoren ohne Abgrenzung des Pericards noch in ursprünglichem Verhalten, in dessen bei den Chitonen sekundäre Zustände sich einstellten und

1) Da ich seinerzeit in die Schnittserien v. ERLANGERS einen Einblick tun konnte, kann ich aus eigener Anschauung für die Richtigkeit seiner Beobachtungen bezüglich der Cölomanlage stehen, wie dies übrigens auch BÜTSCHLI seinerzeit auf dem Zoologenkongreß in Heidelberg 1901 getan hat.

die innere Oeffnung des ursprünglichen Ausführweges in das Pericard mündete, der äußere Abschnitt aber sich ganz eigenartig entfaltet hat und sich in je einen Geschlechtsgang und einen Nierengang, die direkt nach außen münden, spaltete. Dabei kommt es hier nicht in Betracht, daß der Geschlechtsweg sekundär ektodermalen Zuschuß erhalten hat.

Dieser Zustand bei Chitonen ist eigener Erwerb, und die alten Rhipidoglossen sowie die Docoglossen erwarben ihn nicht. Hier sind Genital- und äußerer Nierengang noch einheitlich, in dessen der innere Teil sich insofern spaltete, als außer einer Mündung in das Pericard noch jene in das Nephrogonocöl besteht.

Das Fortbestehen des gemeinsamen Ausführweges steht selbstverständlich mit der innigen Verbindung des primären Gonocöls mit dem Nephrocöl in kausalem Zusammenhange.

Mit der höheren Differenzierung des venösen periintestinalen Spaltsystems wird das Anlagern der exkretorischen Lamellen an das Darmsystem überflüssig, es konzentriert sich jene zu ein paar acinösen Drüsen, den Nieren, und das um das Darmsystem gesammelte Blut wird ihnen durch besser umschriebene Venenbahnen zugeführt.

Unter den Cephalopoden zeigt sich eine ähnliche Minderung des Cöloms nach der Richtung der jüngeren Formen hin. Es zeigt Nautilus noch ein geräumiges Cölom, wobei freilich das Nierencölom durch die Entfaltung der 4 Nieren gewissermaßen lokalisiert ist und das weite übrige Cölom als primäres Gonocölom gilt, in den die Gonade, wie ich gezeigt habe (7), sich in ganz gleicher Weise entfaltet, wie bei den alten Rhipidoglossen oder Docoglossen; auch ist wie dort in früheren phyletischen und ontogenetischen Stadien der Abschluß des Pericards zeitlebens nicht vollzogen. Freilich dürfte dem großen Gonocölom möglicherweise auch noch eine exkretorische Funktion zustehen. Hier bei Nautilus sind somit primäre Zustände gewahrt, allerdings mit eigenartigsten Modifikationen, die bei Fissurellen nur ontogenetisch (postembryonal) bestehen oder nur bei einem Teil einer Abteilung sich ähnlich erhalten (monobranche Docoglossen).

Es würde sich somit für die verschiedenen hier betrachteten Molluskenformen Folgendes ergeben haben:

1) Bei den Chitonen entfaltet sich aus jedem Cölom je eine Niere und ein primäres Gonocöl, während der zwischengelegene Cölomteil sich rück-

bildet. Die beiderseitigen primären Gonocöle schnüren nach hinten in je eine pericardiale Hälfte ab, und indem sie dann miteinander verwachsen, entsteht aus ihnen eine Gonade, ohne Bildung eines sekundären Gonocöls.

2) Bei Nautilus erhält sich gleich wie bei den Chitonen ein bilateral-symmetrischer Zustand bezüglich des Cöloms, und es ist wohl Grund zur Annahme vorhanden, daß die Gonade aus paarigen Anlagen entstand, allein als Einfaltung und somit durch Entfaltung eines sekundären Gonocöloms. Während dann das primäre Gonocölom sich als solches erhält und die ursprüngliche Kommunikation mit dem Pericard, das sich ja aus ihm entfaltet hat, behält, differenzieren sich die Nieren.

3) Bei den Docoglossen und den alten Zeugobranchiern (Haliotis einstweilen nicht berücksichtigend) fanden sich ursprünglich bilateral-symmetrische Zustände vor (Cemoria), allein mit dem Verluste dieser für das Nephrogonocölom, gelangt nur das rechtsseitige Nephrogonocölom zur allgemeinen Geltung. Ein Teil dieses wird zur bleibenden Niere, der andere zu einem noch teilweise exkretorischen (auch darum von ersterem nicht direkt zu scheidenden) primären Gonocölom. Dieses nun gelangt zu weiterer Differenzierung, zeigt aber noch ontogenetisch (Fissurella) oder auch bleibend (monobranche Docoglossen) den Zusammenhang mit dem Pericard, was bei den Cyclobranchen fehlt. Diese Differenzierung ist entweder eine weitgehendere (Fissurellen) oder primäre (Docoglossen) insofern, als mit der Ausbildung einer Gonade oder dem sekundären Gonocölom auch ein in gewissem Grade differenzierter Geschlechtsgang aus ihm entsteht oder dies unterbleibt. Im letzteren Falle öffnet sich dann die Gonade in das primäre Gonocöl, das vom Nephrocöl sich nicht scheidet, vielmehr nur einen Teil davon vorstellt.

4) Der Grund, warum ein großer Cölomraum als exkretorische Fläche in der aufsteigenden Reihe der Molluskenabteilungen als solcher sich nicht

erhält¹⁾, liegt somit in der Entfaltung des Venensystems, nicht aber in dem Verdrängtwerden durch mesenchymatöse Gewebe. Letztere Annahme wurde öfters ausgesprochen. Es hat das Cölon eine zweifache Funktion von Anfang an zu erfüllen, nämlich die Exkretion und die Erzeugung von Geschlechtszellen (von der Erzeugung von periintestinaler Muskulatur ganz abgesehen, denn dies wird wohl zeitig in der Ontogenese überstanden worden sein). Die Abspaltung eines Gonadencöloms ist infolge der Arbeitsteilung erfolgt, und das Cölon verrichtet seine exkretorische Funktion, indem es mit seinen Lamellen direkt dem Darmsystem (bez. Herzen) sich anlegt. Mit der höheren Entfaltung des Venensystems konzentriert sich aber das exkretorische Gewebe, und der Cölonraum als solcher hat seine Rolle somit bis auf das Pericard ausgespielt.

1) Daß dann cänogenetisch jene Organe, die ursprünglich ein Erzeugnis des Cöloms sind, sich anders aus dem Mesoderm anlegen, so bei Pulmonaten u. a., ist nichts Ueberraschendes.

Heidelberg, im September 1905.

Literatur.

- 1) v. ERLANGER, R., Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. I. Morphol. Jahrb., Bd. XVII.
 - 2) GOODRICH, E. S., On the Reno-pericardial Canals in *Patella*. Quart. Journ. of Micr. Sci., Vol. XLI.
 - 3) HALLER, B., Die Organisation der Chitonen der Adria. I. Arb. a. d. zool. Instit. in Wien, Bd. IV.
 - 4) — Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. I. Morphol. Jahrb., Bd. IX.
 - 5) — Beitr. zur Kenntniss der Niere der Prosobranchier. Ebenda, Bd. XI.
 - 6) — Studien über docogl. und rhipidogl. Prosobranchier, Leipzig 1894.
 - 7) — Beitr. zur Kenntniss der Morphologie von *Nautilus pompilius*. SEMONS Forschungsreisen, Bd. V.
 - 8) KOWALEVSKY, A., Embryogénie du *Chiton Polii*. Ann. d. Musée d'Histoire naturelle de Marseille, Zoologie, T. I.
 - 9) PELSENEER, P., Recherches morphol. et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. couronnés etc. de l'Acad. royale de Belgique, T. LVII.
 - 10) PLATE, L., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb., 4. Suppl.
 - 11) THIELE, J., Die system. Stellung der Solenogastren u. d. Phylog. d. Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. LXXII.
 - 12) WILLCOX, M. A., Zur Anatomie von *Acmaea fragilis* (Dissert.), Jena, G. Fischer, 1898.
-

Tafelerklärung.

Allgemeine Bezeichnungen.

Rechtes Cöлом rot, linkes gelb und das Pericard blau.

<i>nc</i> rechter	} Teil des rechten Cö-	<i>w</i> weiter dorsaler Nephrocöлом-
<i>nc'</i> linker		abschnitt
	loms	
<i>dm</i> dorsales	} Mesenterium des	<i>ps</i> Pedalstränge
<i>vm</i> ventrales		<i>gsp</i> Ganglion suprainestinale
	rechten Cöломab-	<i>r</i> Radula
	schnittes	
<i>dml</i> dorsales Mesenterium zwi-		<i>bm</i> Buccalmasse mit den Knorpeln
schen rechtem und linkem Cöлом		<i>bd</i> Buccaldrüsen
<i>ov</i> Gonade		<i>l</i> Leber
<i>gg</i> Genitalgang		<i>ds</i> Vorderdarterweiterung
<i>gg'</i> primäres Gonocöлом		<i>d</i> Oesophagus
<i>op</i> Kommunikation zwischen dem		<i>m</i> Magen
Cölonabschnitt der Gonade und		<i>d', d''</i> Darm
dem Pericard <i>pc</i>		<i>ed</i> Enddarm
<i>pd</i> Pericarddrüse		<i>af</i> After
<i>h</i> Herz		<i>np</i> Nierenpapille
<i>t</i> Nierentrichter		

Tafel XII.

Fissurella.

- Fig. 1. Querschnitt durch die hintere Gegend der Buccalmasse.
 Fig. 2. Querschnitt durch das hintere Ende der Buccalmasse.
 Fig. 3. Querschnitt in der mittleren Gegend des linken Nephrocöloms.
 Fig. 4. Querschnitt aus dem hintersten Körperabschnitt.
 Fig. 5. Stück aus einem Querschnitt. *nc.e* Nierenepithel unter den Pedalsträngen *n, g* Blutgefäß.
 Fig. 6. Ebenso, den Uebergang des Plattenepithels *pc* in Nierenepithel an der latero-dorsalen Körperhälfte zeigend.

Tafel XIII.

Fissurella.

Fig. 7. Sagittalschnitt, den bleibenden Gonocölgang (*gg*) treffend.

Fig. 8. Ebenso, den vergänglichen Gonocölgang (*gg'*) treffend, also nach links vom vorigen Schnitt.

Fig. 9. Ebenso, noch weiter nach links den Afterdarm (*af*) treffend.

Fig. 10. Stück aus einem Querschnitt, das Nierenepithel *nc.e* um den Magen *m* zeigend. *sp* venöse Blutlakunen um den Magen, *s* ebensolche zwischen dem Nierengewebe, mit ersteren kommunizierend.

Fig. 11. Stück aus einem sagittalen Längsschnitt, die Kommunikation (*op*) zwischen Pericard *pc* und Gonocöl *gc* zeigend.

Beiträge zur Histogenese von *Cercariaeum helicis*.

Von

Carl-Friedrich Roewer, Neustrelitz i. Mecklbg.

Hierzu Tafel XIV u. XV und 5 Figuren im Text.

Bei einer zoologischen Exkursion im Juli 1904 wurde unweit Jena, bei Porstendorf auf einer Saaleinsel, auf der sich eine Nistkolonie von Saatkrähen befindet, ein Igel gefangen, dessen Darm, wie sich bei der Zergliederung zeigte, drei Saugwürmer der Species *Distomum caudatum* (LINSTOW, 1873) = *Distomum leptostomum* (OLSSON, 1876) enthielt. Die Arbeit von HOFFMANN (1899) wies darauf hin, daß die Cercariengeneration jener Distomeen in *Helix*-arten zu suchen ist und von BRAUN zuerst als *Cercariaeum helicis* bezeichnet wurde. In der Tat fand ich in den dort zahllos vorkommenden Schnecken (*Helix arbustorum*) und zwar fast ausschließlich in der Niere bei jedem einzelnen der untersuchten Individuen zahlreiche, ziemlich ausgebildete, junge Distomeen, ebenso wie ihre jüngeren Entwicklungsstadien von der Flimmerlarve (dem *Miracidium*) bis zum fast geschlechtsreifen Tiere.

Durch Herrn Prof. H. E. ZIEGLER auf die vielen Fragen, die in der Histologie der Trematoden noch zu beantworten und klarzustellen sind, aufmerksam gemacht, verdanke ich ihm besonders die Anregung, die Epithelfrage zu untersuchen, und deshalb versäume ich nicht, meinem verehrten Lehrer auch an dieser Stelle zu danken für die vielseitige Aufmerksamkeit, die er mir zu teil werden ließ, und für die mannigfachen Aufklärungen, die er mir in Bezug auf die Deutung der histologischen Verhältnisse des Trematodenkörpers gab.

Da die Arbeit von HOFFMANN (1899) die wesentlichen biologischen und morphologischen Tatsachen und Verhältnisse des *Cercariaeum helicis* (der Cercarienform von *Distomum leptostomum*), klarlegt, so konnte ich mich hauptsächlich auf histologische Studien beschränken. Doch möchte ich auf einige Einzelheiten und

weitere Beobachtungen, die ich in biologischer Hinsicht während des Verlaufes meiner Untersuchungen zu machen Gelegenheit hatte, noch im späteren zurückkommen, da sie in einigen Punkten die HOFFMANNschen Angaben weiter vervollständigen dürften.

Material und Methoden.

Was nun das Material, welches mir zu meinen Untersuchungen zur Verfügung stand, betrifft, so konnte ich es mir glücklicherweise immer frisch und in ausreichender Menge verschaffen, und die Untersuchung der histologischen Verhältnisse gestaltete sich verhältnismäßig leicht aus folgenden zwei Gründen: Erstens ist die Entwicklungsgeschichte des *Cercariaeum helici*s bzw. *Distomum leptostomum* in der Weise vereinfacht, daß die Keimballen der Sporocyste sich direkt zum *Cercariaeum* entwickeln, welches dem geschlechtsreifen *Distomum* in höchstem Maße ähnlich wird. Der zweite Grund liegt darin, daß das Material zu allen Jahreszeiten und zwar sehr reichlich zu haben ist. Ich habe in jeder Schnecke zahlreiche Cercariäen in mehr oder minder entwickelten Stadien gefunden ebenso wie Sporocysten mit den ganz jugendlichen Formen. Daneben fand ich in der Atemhöhle und der nächsten Nachbarschaft der Niere, weniger aber im Darm, selbst während des ganzen Winters fast in jeder Schnecke neben Sporocysten und entwickelten Cercariäen mehrere oder auch viele Flimmerlarven, die ziemlich lebhaft umherschwammen und so zuerst Infusorien vortäuschten.

Besonders sind aber zu jeder Zeit des Jahres die Cercariäen und jungen Distomen reichlichst zu entnehmen und zwar fast immer aus der Niere der Schnecken und höchst selten aus der Leber oder aus anderen Organen, wogegen die Sporocysten mit den Keimballen fast ausschließlich ihre Verbreitung im Lebergewebe haben und erst darüber hinausgehen, wenn die Leber vollständig durchsetzt erscheint und kein Raum für weitere Wucherungen mehr vorhanden ist.

Die Nieren mit den Cercariäen wurden stets ganz den Schnecken entnommen und in RABLScher Flüssigkeit (Sublimat und Platinchlorid) oder heißem Sublimat fixiert, wodurch größere Verzerrungen resp. Kontraktionen vermieden wurden. Um die jüngeren, mithin kleineren Cercariäen in Serien schneiden zu können, mußten die ganzen Nieren mit ihrem Inhalt eingebettet

werden. Die ausgebildeten, zum Wirtswechsel reifen Cercariäen wurden dagegen aus der in physiologischer Kochsalzlösung zerzupften Schneckeniere in heißem Sublimat einerseits oder Osmiumsäure andererseits fixiert. Die Osmiumsäurefixierung mit nachfolgender Silbernitrat-Imprägnation wurde nach einem Verfahren angewendet, das COE (1896) für das *Miracidium* von *Distomum hepaticum* speziell für den Exkretionsapparat angibt. Das in Sublimat fixierte Material wurde entweder erst, nachdem es geschnitten war, gefärbt oder mit Borax-Karmin oder karminsaurem Natrium in toto vorgefärbt. Letzteres geschah, um eine rote Kernfärbung zu haben, wenn mit dem Gemisch nach CALLEJA (Indigkarmin-Pikrinsäure) oder einem Gemisch von Bleu de Lyon und Ammoniumpikrat¹⁾ die Schnitte nachgefärbt werden sollten.

Besonders die letztangegebene Färbung gibt vorzügliche Bilder in Bezug auf den Genitalapparat, worauf ich bei Besprechung desselben noch kommen werde. Neben Färbungen mit Hämatein und Hämalaun und der Plasmafärbung mit Ammoniumrubinpikrat (nach APÁTHY), was auch gute Resultate ergab, habe ich auch die von HEIN (1904) für die Cuticulafrage benutzten elektiven Färbemethoden angewendet, und sowohl in der Lebendfärbung mit Methylenblau in physiologischer Kochsalzlösung (mit nachfolgender Ammonium-Molybdatfixierung) als auch mittels der Thioninmethode (mit derselben Fixierung) dieselben Resultate er-

1) Um die Histogenese der Trematoden an Schnitten zu studieren, eignet sich besonders nach vorhergegangener Stückfärbung mit Borax-Karmin eine Schnittfärbung mit Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat. Ich verwendete ein Gemisch von folgender Zusammensetzung:

25	ccm Bleu de Lyon (1 Proz. in Aq. dest.),
65	„ Ammoniumpikrat (konz. in Aq. dest.),
10	„ Pikrinsäure (konz. in Aq. dest.),
75	„ Aq. dest.,
50	„ Alkohol absol.

Die Färbung geschieht aus destilliertem Wasser durch kurzes Eintauchen in das Gemisch augenblicklich, und es ist dann nur ein Abspülen des überflüssigen Farbgemisches mit destilliertem Wasser nötig. Auch der Alkohol der aufsteigenden Reihe extrahiert nicht mehr viel, differenziert vielmehr noch, was zur scharfen Färbung sehr viel beiträgt. Zu beachten ist nur, daß die Schnitte nicht durch zu langes Eintauchen in die Farblösung überfärbt werden, da die Farbe sich sehr schwer und langsam nur wenig in Alkohol geringer Konzentration extrahieren läßt. Die Kerne bleiben überall vom Boraxkarmin distinkt rot gefärbt. Die Einbettung geschieht, wie gewöhnlich, durch Xylol in Canadabalsam.

zielt wie HEIN. Für die allgemeine Histologie in den verschiedenen Entwicklungsstadien ist aber neben CALLEJAS Gemisch besonders die Bleu de Lyon-Ammoniumpikratfärbung nach vorhergegangener Borax-Karmin-Stückfärbung zu empfehlen. Es werden hier alle Plasmakörper der Epithelien und des Parenchyms zart blau, worin sich dann die rotgefärbten Kerne prächtig und distinkt abheben. Gelb wird dagegen die Cuticula gefärbt ebenso die Zellen, welche sie absondern. Alle Sekrete, die etwa in Zellen auftreten, werden ebenso gelb gefärbt, wie die Konkreme in bestimmten Zellen und die Speicheldrüsen am Vorderdarm. Diese Färbemethode gibt also bei den Trematoden sehr schöne elektive Resultate.

Für die allgemeine Morphologie des Cercariaeums erwiesen sich Querschnitte am vorteilhaftesten, während für histologische Zwecke Längsschnittserien mehr zu empfehlen sind. Dies gilt besonders für die Gegend des Genitalporus und der Geschlechtsdrüsen und auch für die Region des Mundsaugnapfes und Pharynx; auch HEIN hat (1904) seine Hauptbefunde an Längsschnittserien gemacht.

Jetzt will ich der Reihe nach die Befunde mitteilen, die ich in Bezug auf die Histogenese machte, und will zunächst die Frage nach der äußeren Körperdecke erörtern.

Die Epithelfrage.

Historische Uebersicht.

Die ältesten Angaben über die Cuticula der Trematoden finden sich in dem Parasitenwerke LEUCKARTS (1863), der unter der Cuticula „eine undeutlich begrenzte Körnerschicht“ hinziehen sah. Er war geneigt, in ihr die die Cuticula absondernde Zellenschicht zu erblicken, „denn in einzelnen Fällen hat diese Subcuticularschicht eine entschieden zellige Beschaffenheit“. Es schienen hier also ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei der Hypodermis der Articulaten mit der darüberliegenden Chitinschicht. Jedoch mußte diese Ansicht aufgegeben werden, als H. E. ZIEGLER (1883) darlegte, daß keine Kerne oder Zellen zwischen der sogenannten Cuticula und den Muskelschichten des Hautmuskelschlauches vorhanden sind.

Die Auffassung des letzteren geht dahin, daß die Cuticula der Trematoden ein metamorphosiertes Epithel ist. „Die Kerne sind verschwunden, das Protoplasma ist chemisch verändert, und

von unten her wird eine mehr oder weniger dünne Lamelle in eine der Substanz der Stacheln sehr ähnliche Substanz umgebildet.“ Diese Auffassung stützt sich auf Befunde, die an jungen Stadien der von ihm untersuchten Trematoden gemacht wurden. Er fand in der Haut der jungen Tiere deutliche, eingelagerte Kerne, wie aus den betreffenden Abbildungen zu ersehen ist.

Aehnliche, ja die gleichen Befunde, wenn auch an den Jugendstadien anderer Trematoden, führten BIEHRINGER (1884) dazu, sich der Theorie ZIEGLERS im wesentlichen anzuschließen. „Durch den Nachweis von Kernen in der Cuticula der Trematoden ist für diese eine Entstehung aus Zellen, welche untereinander verschmelzen, in Anspruch zu nehmen.“ „Die Cuticula der Trematoden ist die Epidermis selbst.“ — Vor allem schließt sich aber SCHWARZE (1885) durchaus den Ausführungen H. E. ZIEGLERS an und spricht sich in der Auffassung der Trematodencuticula für die ZIEGLERSche Ansicht aus, da er ebenfalls Kerne in der Hautschicht fand. Wie BIEHRINGER und SCHWARZE, so beobachtete auch HECKERT (1889) Zellkerne in der äußeren Cuticula, besonders in der Cuticula der Saugnäpfe (a. a. O. Taf. IV, Fig. 57). Spätere Beobachtungen von MONTICELLI (1893) und BRAUN (1893), die von einem Syncytium von echten Ektodermzellen mit cuticulaartigem Aussehen sprechen, fügen sich ohne Zwang den Auffassungen obiger Autoren an.

Der Ansicht, daß die Hautschicht der Trematoden ein „metamorphisiertes Epithel“ sei, treten aber andere Autoren entgegen, welche die in Rede stehende Schicht als ein Absonderungsprodukt betrachten. So erklärt LOOSS (1893) die Cuticula für ein Produkt des gesamten Parenchyms, besonders dessen peripherer Schichten. Dieselbe Auffassung äußert im wesentlichen WALTER (1893), dahin, „daß die Cuticula ein Produkt der darunter liegenden Subcuticula und diese wieder ein Produkt der chromatophilen Subcuticularzellen sei.“ Echte Drüsenzellen, die die Masse der Cuticula absondern, werden dagegen von BRANDES (1892) beschrieben, und seine Abbildungen lassen deutlich diese Drüsenzellen, die er als zum Parenchym gehörig anspricht, erkennen. Auch BLOCHMANN (1896) konstatierte dieselbe Art von Zellen bei den Cestoden, wie sie BRANDES bereits für die Trematoden nachgewiesen hatte. Es gelang BLOCHMANN die feinen Fortsätze, die diese Drüsenzellen mit der Cuticula verbinden und ihren Inhalt an die Cuticula heranführen, nachzuweisen, was BRANDES seinerzeit noch nicht möglich gewesen war.

Die Untersuchungen von BLOCHMANN bezogen sich hauptsächlich auf einen Cestoden, auf Ligula. BLOCHMANN faßt aber die Haut der Trematoden ganz ebenso auf wie die der Cestoden, obgleich seine Untersuchungen bei den Trematoden nur mehr „orientierende“ gewesen sind; er bezeichnet die unter den Muskeln liegende Zellschicht, welche die äußere Cuticula absondert, als „äußeres Epithel“. Die Kerne, welche von früheren Autoren in der „Cuticula“ gesehen worden sind, werden von ihm unberücksichtigt gelassen und kaum erwähnt.

Aus neuerer Zeit sind die Arbeiten von BUTTEL-REEPEN (1902) und MACLAREN (1903) zu erwähnen, die beide in dem zoologischen Institut zu Jena entstanden sind. BUTTEL-REEPEN (1902) fand zwar keine Kerne in der äußeren Hautschicht, sah aber die von BRANDES beschriebenen Drüsenzellen; er ist aber doch nicht geneigt, die Cuticulafrage zu Gunsten der BLOCHMANNSchen Theorie zu entscheiden, und spricht von den Jugendstadien der Trematoden, die erst untersucht werden müßten, um die Frage der Cuticula und ihrer Herkunft zu entscheiden. Auch macht er darauf aufmerksam, daß wohl die Untersuchung der Geschlechtsorgane, die im erwachsenen Zustand auch eine cuticulare Auskleidung besitzen, viel zur definitiven Klärung der Cuticulafrage beitragen würde.

Nun fand aber MACLAREN (1903) wieder Kernreste in der Cuticula sogar bei ausgebildeten Formen, während die früheren Kernfunde nur an jüngeren, noch nicht vollkommen entwickelten und geschlechtsreifen Tieren gemacht worden waren. Er bemühte sich, die Funde der Kerne in der äußeren Körperbedeckung der Saugwürmer in Einklang zu bringen mit der erwiesenen Absonderung der Cuticula von unter dem Hautmuskelschlauch liegenden Drüsenzellen, und so BLOCHMANNS Theorie in der Art abzuändern, wie er durch eben jenes Vorhandensein von Kernen in der Hautschicht gezwungen war. „Die Drüsenzellen der ursprünglichen Epidermis sinken durch die Basalmembran hindurch unter die Muskelschichten hinab. Das Sekret dieser Drüsenzellen, in Verbindung mit einer Abscheidung des Ektoparenchyms, treibt die ursprüngliche Epidermis aufwärts, und letztere geht schließlich verloren.“

Diese Auffassung wird aber energisch bestritten in einer Arbeit von HEIN (1904), einem Schüler BLOCHMANNS, der die Ansicht MACLARENS eine „gewundene Zusammenstellung aller Ansichten“ zu nennen beliebt. Er leugnet, wie BLOCHMANN, alle

früher beobachteten Kernfunde anderer Autoren ab und ist geneigt, diese Kerne, die nicht in seine exklusive Theorie passen, unter die Cuticula, in die äußerste Schicht des Parenchyms zu verweisen. Seine Auffassung vom Epithel der Trematoden, die sich in allen Einzelheiten mit der von BLOCHMANN (1896) aufgestellten deckt, geht darauf hinaus, daß jene schon von BRANDES beschriebenen und als Drüsenzellen bezeichneten Zellen das alleinige Epithel bilden. Um diese Ansicht zu stützen, hat er elektive Färbemethoden angewendet, die aber doch weiter nichts erweisen, als daß man es mit Zellen von besonderer Funktion zu tun hat. Das Sekret dieser Zellen bildet die Cuticula, hat also eine besondere chemische Beschaffenheit, und die Folge ist, daß diese Zellen sich unter besonderen Umständen, d. h. nach bestimmten Färbemethoden, elektiv färben müssen. HEIN geht offenbar darauf aus, die Ansicht BLOCHMANNS zu bestätigen, daß jene drüsenartigen Zellen, welche die definitive Körperbekleidung bei Trematoden absondern, das alleinige Epithel wären. Er sucht daher alle die Befunde früherer Autoren als unrichtig hinzustellen, welche bei Cercarien oder ausgebildeten Trematoden Kerne in der Hautschicht gesehen haben. Von ihnen meint HEIN, „daß die Kerne nicht in der Cuticula, sondern unter derselben zwischen der Basalmembran und den Muskelsystemen liegen“. Sie einfach als Parenchymkerne aufzufassen, die durch schlechte Fixierung oder sogar Mazeration in ihrer Lage verändert erscheinen, ist doch zu weit gegangen, zumal HEIN seine Untersuchungen nur an ausgebildeten Tieren vornahm, und die Befunde bei den Jugendstadien nicht aus eigener Erfahrung beurteilen konnte.

Ich komme nun zu meinen eigenen Beobachtungen in Bezug auf die Cuticula, deren Herkunft und Auffassung. Meine Befunde, welche auf diese Frage Bezug haben, betreffen mehrere Organsysteme, sowohl die äußere Körperbedeckung, wie auch die cuticulare Auskleidung des Mundsaugnapfes und Pharynx, der Genitalgänge und des Exkretionsgefäßsystems.

Außere Körperdecke.

Um die Verhältnisse der äußeren Körperoberfläche zu studieren, habe ich bei *Cercariaeum helici* die verschiedenen Stufen der Entwicklung bis zu den älteren Stadien hin verfolgt. Gerade bei diesem *Cercariaeum* muß ja die Genese der Cuticula am deut-

lichsten zu beobachten sein, da Zwischengenerationen und jegliche Encystierungen hier fortfallen.

Ich habe alle jene Färbemethoden, wie sie v. BUTTEL-REEPEN (1902) und HEIN (1904) angeben, bei jüngeren, noch mit einer ganz dünnen und zarten Hautschicht bedeckten Cercariäen anzuwenden versucht und keine im Sinne HEINS günstigen Ergebnisse erzielt. Soweit es die Keimballen, also die jüngsten Stufen der Entwicklung des Cercariaeums in der Sporocyste betrifft, habe ich mit der elektiven Färbung mit Methylenblau oder Thionin, wie HEIN sie anführt, keine Resultate erhalten, was sich ja sehr leicht begreifen läßt. Jene Zellen, von denen beim ausgebildeten Distomum oder Cercariaeum die Cuticula abgeschieden wird, — sind sie nun Epithelzellen im BLOCHMANN-HEINSchen Sinne oder Drüsenzellen von parenchymatösem Charakter nach anderen Autoren — erwerben natürlich ihre elektive Färbbarkeit erst dadurch, daß sie in Funktion treten und das die Cuticula bildende Sekret absondern, können sich also so lange nicht elektiv färben, als ihre Funktion noch nicht begonnen hat.

Dagegen habe ich bei den erwachsenen Cercariäen (den größten und reifsten, die ich in den Nieren der Schnecken finden konnte) mit der Methylenblau- sowohl als auch mit der Thioninmethode (nach HEIN) sehr gute Resultate erzielt. Es dürfte von Wichtigkeit sein, daß Befunde, wie sie HEIN in Fig. 7 seiner Arbeit von *Distomum lanceolatum* zeichnet, in gleicher Weise auch bei *Cercariaeum heliciis* zu konstatieren sind. Die Anastomosen und Ausläufer, die bis an die Cuticula heranlaufen, sind ebenso vorhanden, wie sie bei *Distomum lanceolatum* nachgewiesen wurden. Diese Befunde beschränken sich aber auf Cercariäen, die ihren ausgebildetsten Zustand bereits erreicht hatten und zum Wirtswechsel von der Schnecke zum Igel bereit waren, also auf die größten in der Schneckeniere vorhandenen. Von der mit Methylenblau gleichmäßig tingierten Cuticula führen durch die Subcuticularschicht und den Hautmuskelschlauch hindurch jene Fortsätze, die zu Zellen gehen, die den von HEIN beschriebenen gleich zu achten sind (Taf. XV, Fig. 10 *cz*).

Doch jetzt zurück zu den jüngeren Entwicklungsstufen von *Cercariaeum heliciis*. Im Gegensatz zum Versagen der elektiven Färbemethoden (HEIN) ist durch andere Färbungen (wie z. B. die mit dem Gemisch von BIONDI und EHRLICH oder HEIDENHAIN'S Hämatoxylin-Eisen eine Tatsache erhellet worden durch Unter-

suchungen am jungen, noch weniger differenzierten *Cercariaeum*, die den Ansichten BLOCHMANN'S (1896) und HEINS (1904) in einer wichtigen Hinsicht entgegensteht und die sich direkt anschließt an Befunde, welche SCHWARZE (1885) festgestellt hatte.

Schon bei den Keimballen treten einige peripher gelegene Zellen aus der Masse der Zellen des Ballens hervor und nehmen das Aussehen flacher Epithelzellen an, ganz in der Art, wie SCHWARZE seinerzeit beschrieb. Dieses Epithel läßt sich am besten an den jüngsten Cercariäenstadien feststellen. Taf. I, Fig. 1 zeigt ein Entwicklungsstadium, welches auf diesem Schnitt deutliche Epithelkerne (k_1) aufweist; auf den zugehörigen anderen Schnitten ist bereits die Differenzierung eines Saugnapfes von den übrigen Zellen zu konstatieren. Gerade diese Entwicklungsstufe läßt am Körper am besten nicht zahlreiche, aber deutliche große Epithelkerne erkennen, welche nach dem Oralpole des Körpers zu häufiger sind als am Aboralpole und dort auch länger bestehen bleiben als hier. Ihre Gesamtzahl dürfte nicht allzu hoch sein, obgleich es mir nie gelungen ist, ihre genaue Zählung durchzuführen. Ich habe mich auch bemüht, diese Zellen, die ja unbedingt mit dem Epithel in Verbindung zu bringen sind, durch alle weiteren Entwicklungsstufen hindurch mit vielen Färb- und Imprägnierungsmethoden zu verfolgen, und konnte ihr Vorhandensein immer feststellen. Diese an der Oberfläche jener jungen Cercarien häufig noch Plasmabelag und Kerne zeigende Schicht wird im Laufe der Weiterentwicklung abgestoßen oder abgenutzt, und Plasma sowohl wie Kerne degenerieren, so daß nur eine äußerst zarte Hülle oder Hautschicht zurückbleibt. Dann setzt plötzlich die Entwicklung der Cuticula ein, und jetzt zeigt auch die elektive Färbemethode dieselben Resultate, wie HEIN (1904) sie bei *Dist. lanceolatum* hatte. Die elektiv färbbaren Zellen treten auf im Parenchym, sobald die anfangs nur recht dünne Cuticula erscheint.

Die Cuticularmasse, die zum Aufbau der Cuticula dient, wird von Zellen geliefert, die sich aus den peripher liegenden Zellen des Keimballens differenzieren. Sie sondern mit zunehmendem Wachstum des *Cercariaeum*s eine immer dickere Cuticula ab, die Reste des ursprünglichen Plasmabelags mit seinen Kernen vor sich her treibend. — An etwas älteren Entwicklungsstufen ist dies zu erkennen, und zwar mit der Färbemethode: Borax-Karmin, Indigkarmin-Pikrat, denn außerhalb der sich distinkt gelb färbenden Cuticula sieht man eine ganz zarte, rosa gefärbte Schicht,

die sich in älteren Stadien immer mehr und schließlich ganz verliert.

In einem Falle hat sogar ein ausgebildetes Cercariaeum noch jene außerhalb der Cuticula liegenden Kernrudimente an einer Stelle erhalten (Taf. XV, Fig. 10 k_1). Dieses Tier wurde nach sorgfältiger Abspülung in physiologischer Kochsalzlösung, um alle anhaftenden Nierenpartikelchen zu entfernen, in der angegebenen Weise mit Borax-Karmin, Indigkarmin-Pikrat gefärbt und zeigt auf Schnitten ganz dieselben Kernreste in der äußeren Schicht der Cuticula, wie sie MACLAREN (1903) im Saugnapf eines Distomum abgebildet hat. Die Kernnatur dieser extracuticularen Gebilde ist deutlich zu erkennen, und diese Kerne liegen, wie der Augenschein lehrt, nicht unter, sondern über der Cuticula, die von im Parenchym liegenden Zellen abgesondert wird.

Es sind also außer diesen im Parenchym liegenden drüsigen Zellen, die BLOCHMANN und HEIN für das alleinige Epithel halten, noch andere Zellen mit Kernen nachgewiesen, die außerhalb der definitiven Cuticula liegen.

Auf die theoretische Bedeutung dieser Tatsachen will ich aber erst eingehen, nachdem die cuticularen Auskleidungen anderer Organe besprochen sind, von denen zunächst die Saugnäpfe etc. betrachtet werden sollen.

Saugnäpfe, Pharyngealtasche, Pharynx.

Bevor ich auf die Verhältnisse der Hautschicht dieser Organe näher eingehe, möchte ich noch darauf hinweisen, daß der Bauchsaugnapf hier nicht so in Frage kommt wie der Mundsaugnapf, der im Grunde durchbohrt ist und durch den Pharynx in den eigentlichen Darm führt. Der Bauchsaugnapf, der nicht durchbohrt ist, kann nach Analogie der äußeren Hautschicht betrachtet werden, da er nur eine mit Cuticula bekleidete Muskelpartie der Ventralseite ist ¹⁾.

Der Mundsaugnapf hingegen bildet zusammen mit der Pharyngealtasche und dem Pharynx selbst den vorderen Teil des Darmes, ein sogenanntes Stomodaeum und führt bei Cercariaeum heliciis direkt in den entodermalen Gabeldarm des Tieres. Diese

1) In der Entwicklung findet man oft Stadien des Bauchsaugnapfes, wo gerade seine flache Einbuchtung mit einem deutlichen Epithelkern belegt und ausgefüllt wird.

drei Organe des Darmsystems tragen im erwachsenen Zustand des Distomum eine deutlich ausgeprägte Cuticula, die klar als Fortsetzung der äußeren Cuticula erkannt ist und dann vom entodermalen Darmepithel am Grunde des Pharynx plötzlich abgelöst wird.

Zuerst ist am Keimballen die geschlossene Anlage des Mundsaugnapfes erkennbar (Taf. XIV, Fig. 2 *epks*). Wie schon SCHWARZE (1885) angibt, sondert sich aus den Zellen des Keimballens eine Zellengruppe ab, die von einer bindegewebigen Hülle des Parenchyms alsbald umgeben wird. Dann treten nach der Gegend zu, wo die definitive Mundöffnung entstehen wird, Zellen auf, die einen durchaus epithelialen Charakter aufweisen, während die Zellen, die später Muskeln und Cuticula des Saugnapfes bilden sollen, auseinander weichen, so daß in späteren Stadien ein Lumen entsteht. Ebenso ist es mit der Anlage des Pharynx, und die Bildung des Lumens schreitet von vorn nach hinten fort in der Weise, daß meist vorn im Saugnapf schon ein Lumen vorhanden ist, während es im Pharynx noch fehlt, der dann aber auch schon eine Zellenreihe von Epithelzellen zeigt (Taf. XV, Fig. 8). In allen Fällen ist der epithelartige Belag des Mundsaugnapfes bei *Cercariaeum helici* immer festzustellen, und zwar schon in Stadien, in denen er angelegt wird und seine Muskeln sich ausbilden.

Wie die Figg. 2, 3, 4 auf Taf. XIV zeigen, ist die äußere Oeffnung noch in verhältnismäßig späten Stadien durch Epithelzellen, von denen hier 2—4 vorhanden sind, verschlossen, während innen schon ein beträchtliches Lumen zu konstatieren ist. Dieser Innenraum wird durch ein deutliches Epithel ausgekleidet, ebenso wie die sich daran anschließende Pharyngealtasche (Taf. XV, Fig. 8). Nachdem die Bildung des Lumens bis in die Pharyngealtasche vorgeschritten ist und sich auch hier ein Epithel deutlich er-

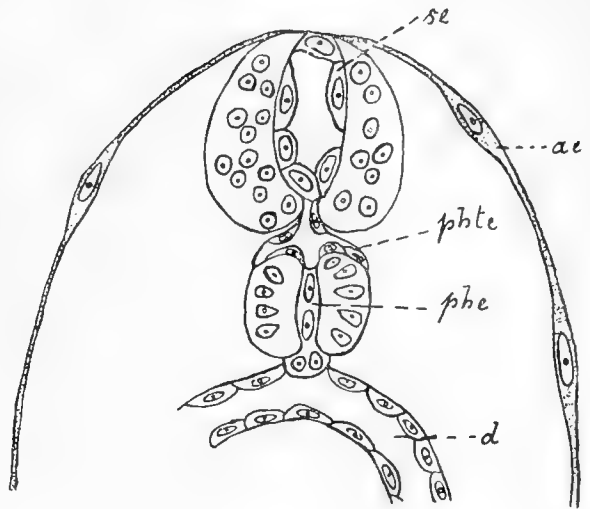


Fig. 1. Schema eines Frontalschnittes durch die vordere Hälfte von *Cercariaeum helici* (zusammengestellt nach Taf. I, Fig. 3 u. 5 und Taf. II, Fig. 8 u. 9). *ae* äußeres Epithel, *se* Saugnapfepithel, *phte* Pharyngealtaschenepithel, *phe* Pharynxepithel, *d* Darm.

kennen läßt (Taf. XV, Fig. 9), erfolgt dann die Bildung des Pharynxlumens ebenso durch Auseinanderweichen wie bei dem Mundsaugnapf. Auch hier tritt das Epithel auf und zeigt ganz denselben Habitus wie im vorderen Saugnapf und an der äußeren Körperoberfläche.

Erfolgt nun die Oeffnung des Mundsaugnapfes, so degeneriert dieses Epithel der beschriebenen 3 Organe sehr rasch. Die Zellen desselben nehmen einen blasigen Charakter an, erscheinen aufgetrieben und werden immer heller und durchsichtiger, ebenso die Kerne, die sich dann infolge der Degeneration des Chromatins immer weniger tingieren. Auch dieser Prozeß schreitet von vorn nach hinten fort, und die letzten Epithelzellen, die noch zu beobachten sind, sind die des Pharynx. Hier bilden 2 Zellen mit deutlichen Kernen (Taf. XV, Fig. 8, 9) den Abschluß gegen den Darm. Doch auch sie degenerieren mit ihren Kernen, und so entsteht die Verbindung des Pharynx mit dem eigentlichen Gabeldarm. Als Rest bleibt von diesem degenerierten Epithel nur eine dünne Haut bestehen, die in diesem Stadium die Oberfläche vom Mundsaugnapf bis zum Grunde des Pharynx bedeckt.

Jetzt tritt auch hier die Bildung der eigentlichen Cuticula ein, und alsbald hatte ich auch wieder Erfolg mit den von HEIN (1904) angegebenen elektiven Färbungen mit Methylenblau und Thionin. Im Gewebe des Saugnapfes sowohl wie auch im Parenchym, das die Pharyngealtasche und den Pharynx begrenzt, treten jetzt Zellen auf, die analog denen unter der äußeren Körperoberfläche die Cuticula absondern und sich elektiv färben. Ich habe bei diesen ziemlich vollständig erwachsenen und bald geschlechtsreifen Entwicklungsstufen des Cercariaeums ganz dieselben Befunde gehabt, wie sie HEIN (1904) ja auch bei erwachsenen Exemplaren von *Distomum lanceolatum* hatte.

Es ist also das Vorhandensein eines Epithels im Stomadaeum erwiesen, welches in späteren Stadien der Entwicklung degeneriert und durch eine dicke Cuticula ersetzt wird, die durch tiefer liegende Zellen abgesondert wird.

Leitungswege des Genitalapparates.

Für die Cuticulafrage kommen auch diejenigen Abschnitte der Genitalleitungswege in Betracht, welche mit einer Cuticula ausgekleidet sind. Diese cuticulare Wandung der Leitungswege geht am Genitalporus unmittelbar in die Körpercuticula über, ohne daß

irgend eine Veränderung in der Struktur oder Färbbarkeit der Cuticula der Leitungswege im Vergleich mit derjenigen der äußeren Körperoberfläche zu beobachten wäre. Ebenso wie BUTTEL-REEPEN (1902) bei den von ihm beschriebenen Distomeen habe auch ich an erwachsenen *Cercariaeum helcis* diese Cuticula in den Leitungswegen gesehen, und zwar im Cirrusbeutel, besonders im vielgewundenen Uterus und im ganzen Verlauf des LAURER-Kanals, während das Vas deferens bei *Cercariaeum helcis* in seiner ganzen Länge ein unvergängliches Epithel aufweist.

Um die einzelnen Abschnitte des Genitalsystems in ihrer gegenseitigen Lage ganz klar zu zeigen, habe ich eine Kopie des Geschlechtsapparates von *Cercariaeum helcis* nach HOFFMANN (1899) wiedergegeben.

Ich wähle bei der Beschreibung der Cuticulabildung in den Genitalgängen den Uterus, welcher der Beobachtung wegen seiner ausgedehnten Länge verhältnismäßig am leichtesten zugänglich ist und die einzelnen Stadien der Entwicklung am klarsten zeigt.

In den Teilen des Leitungsapparates, die den Keimdrüsen zunächst und am weitesten von der Verbindung mit der Körperoberfläche entfernt liegen, hat schon Looss (1895) ein Epithel mit „buckelförmigen“ Kernen nachgewiesen und zwar bei *Distomum haematobium*. Dies ist auch bei *Cercariaeum helcis* zu finden und man beobachtet das Epithel, wie Looss in seinem Falle es beschreibt, auch im Keimgang, den Dottergängen des *Cercariaeum*, ebenso im Ootyp. Unter Ootyp versteht Looss den Anfangsteil des Uterus mit der Schalendrüse. Er geht alsbald in den Uterus mit cuticularer Wandung über, und hier treten die Verhältnisse ein, die für die Cuticulafrage von Wichtigkeit sind (Taf. XV, Fig. 17). Beide, Looss (1895) und BUTTEL-REEPEN (1902), haben in diesem Teil des Leitungsapparates kein Epithel, wohl aber die Cuticula, die sich in die der Körperoberfläche fortsetzt, beobachten können. Looss (1895) gibt an, daß „bezüglich der inneren Auskleidung

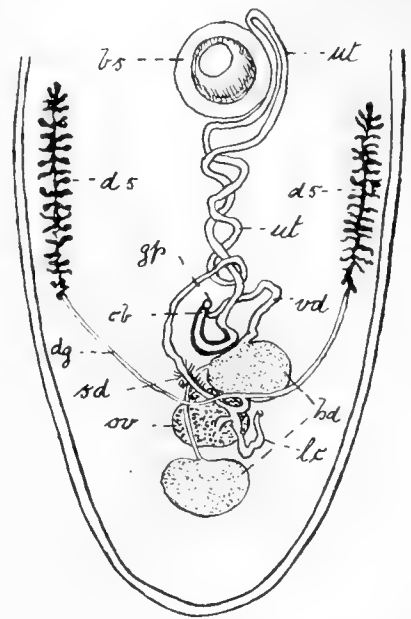


Fig. 2. Geschlechtsapparat von *Cercariaeum helcis* nach HOFFMANN. *bs* Bauchsaugnapf, *cb* Cirrusbeutel, *dg* Dottergänge, *ds* Dotterstöcke, *gp* Genitalporus, *hd* Hoden, *lc* Laurer-Kanal, *ov* Ovarium, *sd* Schalendrüse, *ut* Uterus, *vd* Vas deferens.

des Uterus von einem typischen Epithel keine Rede sein kann“. Ebenso hebt BUTTEL-REEPEN (1902) hervor, „wie sich die Körpercuticula in diese Ausführungsgänge ohne irgendwie bemerkbare Abgrenzung fortsetzt“, und daß „die cuticulaähnliche Ausscheidung im Uterus etc. von offenbaren Drüsenzellen hervorgebracht ist“. Aber schon LOOSS (1895) weist darauf hin, daß hier erst der „Verfolg der Entwicklungsgeschichte“ Klarheit schaffen könne. In der theoretischen Beleuchtung dieser Frage geht BUTTEL-REEPEN noch weiter und bemerkt ganz richtig: „Sollte es sich erweisen, daß bei jungen Tieren noch ein kernhaltiges Epithel in den in Betracht kommenden Organen resp. Organteilen vorhanden ist, so dürfte damit wahrscheinlich auch die Körpercuticulafrage gelöst erscheinen“.

Ich habe bei jungen Stadien von *Cercariaeum helici*s nun diese Verhältnisse näher untersucht und gefunden, daß im ganzen Verlaufe des Uterus wie dem des LAURER-Kanals in den jüngsten Stufen der Entwicklung, d. h. da, wo der Uterus angelegt wird, immer ein vollständig einheitliches Epithel vorhanden ist. Fig. 14 auf Taf. XV zeigt diese Verhältnisse näher. Die Tiere wurden in toto mit Borax-Karmin vorgefärbt und mit Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat als Schnitte nachbehandelt. Hier fanden sich deutliche, mit Borax-Karmin tingierte Kerne eines die Wandung des Uterus bekleidenden Epithels. Ebenso traten auch die Zellen, welche später auch hier die Cuticula absondern, im Parenchym nicht hervor, infolgedessen mich hier wieder die elektive Färbung nach HEIN (1904) im Stich lassen mußte.

Ebenso wie an der äußeren Körperoberfläche, wie am Mundsaugnapf, Pharynx etc., so gestalten sich die Verhältnisse auch hier. In etwas älteren, ebenso wie oben angegeben behandelten Entwicklungsstadien beginnt dieses Epithel zu degenerieren in dem Teile des Leitungsapparates, der eine spätere Cuticula trägt, während es in den übrigen Teilen des Genitalapparates, wo dies nicht eintritt, wie z. B. im Vas deferens, erhalten bleibt, wie ja bei anderen Trematoden, z. B. von LOOSS (1895), schon beobachtet wurde. Im weiteren beschränke ich mich auf den Teil des Uterus, der eine spätere Cuticula aufweist. In dem Stadium, wo noch ein gewöhnliches Epithel durch eine Basalmembran gegen das umgebende Parenchym abgegrenzt ist, ist auch von Drüsenzellen, welche die spätere Cuticula absondern, noch nichts zu bemerken; nur die Kerne der späteren Drüsenzellen sind in der Nähe des Uterusschlauches zu sehen. Die Drüsenzellen bilden sich erst aus,

wenn jenes Epithel anfängt zu degenerieren. Die Degeneration erfolgt auch hier in der Weise, daß die Zellen sich aus dem epithelialen Verbande lösen und blasig aufgetrieben werden. Das Plasma wird heller, glasiger, und die Kerne verlieren das Chromatin. So verschwindet dies Epithel allmählich und läßt nur eine zarte Hautschicht zurück (Taf. XV, Fig. 15).

Inzwischen setzt die Bildung der Cuticula ein und die Drüsenzellen im Parenchym treten in Funktion. In diesem Stadium der Entwicklung zeigt auch die elektive Färbung mit Methylenblau etc. wieder Ergebnisse, die sich den von HEIN (1904) an den Geschlechtswegen gemachten Beobachtungen durchaus anschließen; sie zeigt ganz dieselben Verhältnisse (Taf. XV, Fig. 16), wie man sie an der Körperoberfläche, den Saugnäpfen etc. findet. Die Cuticula wird auch hier unter jener zarten Haut abgeschieden, die als Rest des ehemaligen Epithels noch eine Zeitlang bestehen bleibt, bis sie vollständig degeneriert ist. Dies zeigt sich darin, daß in mit Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat gefärbten Präparaten die Cuticula durchaus gelb erscheint, während der Rest jenes Epithels, dessen Plasma in den Stadien, wo es noch ganz vorhanden war, sich distinkt zart blau färbte, als schwach blaue Begrenzung nach dem Lumen hin sichtbar bleibt.

Ganz dieselben Verhältnisse wie im Uterus, der an dem Genitalporus in die sogenannte Vagina mit Cirrusbeutel übergeht, finden sich auch im Cirrusbeutel, wie man auf günstigen Schnitten (Taf. XV, Fig. 19) sehen kann. Hier ist der Cirrusbeutel angeschnitten, und erst auf dem nächsten Schnitt findet sich der Genitalporus. Ich habe diesen Schnitt gewählt, um den sich noch in der obersten Schicht der Cuticula zeigenden Kern abbilden zu können.

Außer Cirrusbeutel und Uterus ist beim erwachsenen *Cercariaeum* noch der LAURER-Kanal mit einer Cuticula ausgekleidet. Leider ist hier das Lumen so eng, daß ich nur ein Bild von diesem Kanal geben konnte, das die schon vollständig entwickelte Cuticula als Lumenauskleidung zeigt (Taf. XV, Fig. 20). Da man auf kleineren und jüngeren Entwicklungsstadien noch winzigere Verhältnisse findet, war es mir nicht möglich, ein deutliches Bild zu geben, welches im LAURER-Kanal noch ein Epithel aufweist. Bei längerem Studieren der Schnitte konnte ich mich aber der Ansicht, daß hier dieselben Verhältnisse wie im Uterus herrschen, nicht verschließen. Leider reichte aber die Klarheit der Bilder wegen der großen Enge des Lumens nicht aus, auf einer Zeichnung

das ältere Epithel so deutlich und gewiß wiederzugeben, wie es zu wünschen wäre.

Das Vas deferens behält im Gegensatz zu Uterus, Cirrusbeutel und LAURER-Kanal immer sein ursprüngliches Epithel, und im benachbarten Parenchym finden sich durchaus keine Drüsenzellen, wie sie im Verlauf des ganzen Uterus, am LAURER-Kanal und besonders massig und zahlreich am Cirrusbeutel zu finden sind. Das Epithel des Vas deferens reicht bis an die Mündung desselben in die Vagina kurz vor dem Genitalporus heran (Taf. XV, Fig. 19 *vd*).

Auf die theoretischen Fragen und deren Beantwortung, die sich aus den Befunden am Genitalapparat ergibt, komme ich erst zu sprechen, nachdem ich noch die Verhältnisse beleuchtet habe, wie sie sich bei Betrachtung des Exkretionsapparates, der Exkretionsblase und des Exkretionsporus ergeben.

Exkretionsgefäßsystem.

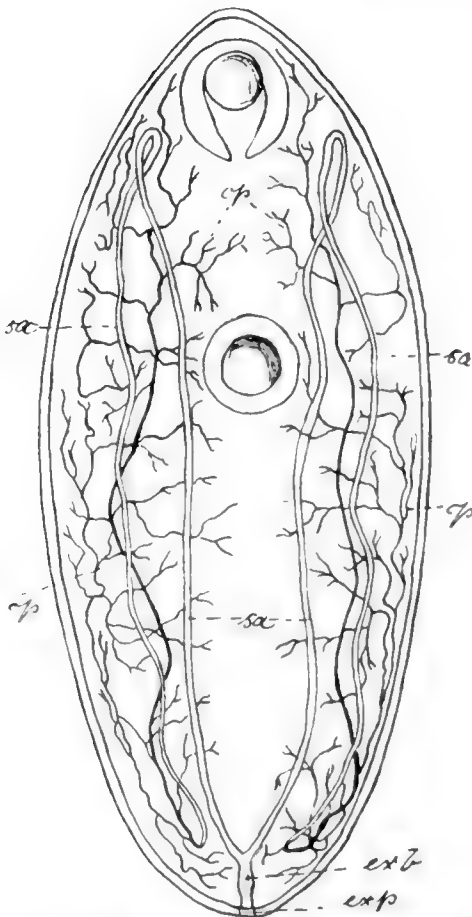


Fig. 3. Exkretionsgefäßsystem von *Cercariaeum helici* (nach HOFFMANN). *exp* Exkretionsporus, *exb* Exkretionsblase, *sa* Sammelröhren, *cp* Kapillaren.

Wie bei allen Distomeen, so liegt auch bei *Cercariaeum helici* der Exkretionsporus am aboralen Pole. Hier mündet die Sammelblase, welche von 2 starken Sammelröhren gefüllt wird und von Zeit zu Zeit entleert wird. Den Habitus des Exkretionsapparates hat bereits HOFFMANN (1899) im Gesamtbild von *Cercariaeum helici* dargestellt (Textfig. 3).

Was die Histologie des Exkretionsapparates betrifft, fanden LEUCKART (1863) und WALTER (1893) in einer „glashellen Membran“ der Sammelröhren Kerne eingebettet und ebenso behauptet MONTICELLI (1893), daß die Wände der Sammelröhren mit einem Epithel ausgekleidet sind. WALTER (1893) gibt an, daß die Blase eine ebensolche Wandung hat wie die Sammelröhren. SCHWARZE (1885) leitet schon das Exkretionssystem

von einem „soliden Zapfen von Meristemzellen“ als Ursprung der Wassergefäße ab: „Ihr (jener Meristemzellen) Plasma verschwindet nach einiger Zeit durch Resorption oder Entleerung nach außen, und es bleibt nur die Wandschicht übrig. In dem Lumen beobachtet man noch häufig die in Zerfall begriffenen Kerne der axialen Zellen.“ LOOSS (1893) dagegen spricht sich dafür aus, daß das Exkretionssystem einen Lückenraum zwischen den Bindegewebszellen darstellt, und von einer eigenen Wandung desselben sieht er ab. BUTTEL-REEPEN (1902) gibt an, „es zeigt sich als neuer Befund ein feines Epithel mit großen vorspringenden Kernen“. In demselben Jahre ist in einer umfassenderen Arbeit BUGGE zu einer Ansicht gelangt, „daß zwischen der Sammelblase und den folgenden Gefäßen kein großer Unterschied besteht, sondern daß das ganze Exkretionsgefäßsystem von seiner Mündung am Hinterende des Körpers bis zu den Kapillaren von einer Wand umgeben wird, die sich aus einer dem Lumen benachbarten Membran und aus einem Plasmabelag mit Kernen zusammensetzt“; er stellt sich damit in Gegensatz zu LOOSS. BUGGE beschreibt auch genau den histologischen Bau der Kapillaren: „Die Kapillare, der Trichter und die Wimperflammen entwickeln sich aus einer Zelle und sind mit einer einzelligen Drüse zu vergleichen, die mit der Umgebung in keinem Falle durch Spalten kommuniziert.“ Die Kapillaren stellen Zelllumina dar, die von den Sammelröhren aus in das Parenchym einwucherten und deren Plasma als Wimperflamme die Funktion der Exkretion zu versehen hat.

Auf die Auffassung dieser Verhältnisse komme ich weiter unten bei der Gesamtbetrachtung des Exkretionssystems in Bezug auf die Cuticulafrage noch zurück. Was meine Befunde betrifft, so zeigen die Sammelröhren auch bei *Cercariaeum helici*s ein ausgeprägtes Epithel ohne Zellgrenzen, das aber buckelförmig aufgetrieben ist an den Stellen, wo die Epithelkerne liegen. Eben solches Epithel ist auch im größten Teil der Sammelblase vorhanden, wird aber im unteren Teil derselben plötzlich von einer Cuticula abgelöst (Taf. XV, Fig. 18). Es tritt hier ein ähnlicher scharfer Wechsel ein, wie man ihn bei dem Uebergang vom Pharynx zum eigentlichen Darm beobachten kann.

An den Sammelröhren finden sich keinerlei Drüsenzellen, wie z. B. am Uterus und unter der Hautschicht des ganzen Körpers. Diese treten erst auf, dann aber auch plötzlich und zahlreich, sobald der Wechsel der Auskleidung in der Blase eintritt und die Bildung der Cuticula einsetzt. Diese cuticulare Auskleidung der

Blase haben BUTTEL-REEPEN (1902) und HEIN (1904) auch beobachtet, und letzterer berichtet, am Exkretionsporus „biegt die äußere homogene cuticulare Schicht um und zieht sich eine Strecke weit in die Exkretionsblase hinein, wo sie dann von den ungefärbt bleibenden Wandungen des Exkretionssystems abgelöst wird“. Ich habe mit den von HEIN angegebenen Färbemethoden am untersten Teil an der Blase dieselben Befunde gehabt, wie unter der Hautschicht, und kann die seinigen nur bestätigen. Jedenfalls ist bemerkenswert, daß diese Drüsenzellen am ganzen übrigen Teil des Exkretionsapparates fehlen. Vielleicht läßt sich dies durch folgende theoretische Betrachtung erklären.

BLOCHMANN bemerkt 1896: „Erinnern wir uns daran, daß die ersten Wimperflammen bei Cercarien ganz in der Nähe des Hinterendes in der Zweizahl auftreten und ihre Ausführungsgänge nach der Oberfläche senden, so wird die Vermutung nahe gelegt, daß sie ursprünglich dem äußeren Epithel angehören.“ Schon LANG (1894) und HAECKEL (1896) wiesen darauf hin, daß bei den Platoniden, die ja ein Pronephros besitzen, dieses ektodermaler Natur sei; LANG sagt: „Wegen der starken Entwicklung des Parenchyms und überhaupt der mittleren Körperschicht, und bei dem Fehlen einer Leibeshöhle ist die Drüse genötigt, die Exkretionsprodukte überall im Körper aufzusuchen, und daher ist ihre starke Verästelung zu erklären.“ Wir hätten also das Exkretionsgefäßsystem gewissermaßen als Einstülpung des Ektoderms in das Parenchym anzusehen. Das ektodermale Epithel enthält nun aber neben den gewöhnlichen Zellen noch andere, die einer exkretorischen Funktion angepaßt erscheinen. Es wäre also anzunehmen, daß (bei Keimballen, Cercarien etc.) einige der ursprünglich flimmernden Ektodermzellen die Funktion der Exkretion übernehmen und allmählich in das Parenchym einsanken oder einwucherten, um bei steigendem Wachstum des Organismus an Stellen im ganzen Körper zu gelangen und zu bleiben, wo ihre Funktion erforderlich, ja notwendig ist (LANG 1894, HAECKEL 1896), und zwar so einsanken, daß sie (ihrer Funktion gemäß) mit der Außenwelt immer doch noch in offener Verbindung blieben, andere Epithelzellen mitnehmend, die ihren ursprünglichen epithelialen Charakter behielten und als Plasmabelag mit Kernen in den Sammelröhren erhalten blieben. Die Zellen, welche die exkretorische Funktion versahen, wanderten weiter aus und wurden zu den Kapillaren mit ihren Wimperflammen und Trichtern. Die Untersuchungen BUGGES (1902), nach denen „sich jede Flamme für sich allein vom Stamme

abtrennt“, lassen jenen Vorgang äußerst wahrscheinlich erscheinen, und BUGGE stimmt in Bezug „auf die Entwicklung dieser Organe LANG (1894) völlig bei, wenn er das Wassergefäßsystem mit einer Drüse vergleicht, die sich vom Ektoderm ableitet und die spezielle Funktion der Exkretion übernommen hat“.

Also können wir im Verlauf der Sammelröhren keine solche Drüsenzellen des alten Turbellarienepithels erwarten, denn hier sind sie zu den Wimperflammen und Kapillaren geworden. Es blieb daher nur das Epithel mit seinen gewöhnlichen Zellen als Auskleidung der Sammelröhren bestehen. Doch in der Region, wo keine Wimperflammen und Kapillaren mehr einmünden, wo das Epithel der Gänge in die Cuticula übergeht, wie es in der Blase der Fall ist, treten auch jene im Parenchym liegenden Drüsenzellen, die jetzt hier die Funktion der Abscheidung der Cuticula versehen, wieder auf und sind durch viele Färbemethoden, wie z. B. durch die von HEIN (1904) angegebenen, nachzuweisen. Es wäre dann so zu denken, daß das von den versenkten Wimperzellen mitgezogene Epithel die Eigenschaften des ursprünglichen Epithels einigermaßen bewahrt. So findet sich bei *Cercariaeum heliciis* in den Sammelröhren ein ausgeprägtes Epithel, das morphologisch dem alten Epithel der Körperoberfläche gleich zu erachten ist, wenn man an der theoretischen Auffassung des Exkretionsapparates als eines ektodermalen Pronephridiums (LANG 1894, HAECKEL 1896) festhalten will. Dieses Epithel der Sammelröhren wird bei den Trematoden, wie *Cercariaeum heliciis* (Taf. XV, Fig. 18) zeigt, an einer bestimmten Stelle in der Blase abgelöst von der Cuticula, und hier treten dann auch die entsprechenden Drüsenzellen auf.

Zusammenfassung und theoretische Betrachtung der für die Cuticulafrage wichtigen Befunde.

Aus den in den vier vorhergehenden Abschnitten angegebenen Befunden geht unzweifelhaft hervor, daß überall da, wo beim erwachsenen *Cercariaeum* eine Cuticula auftritt, in den jugendlichen Entwicklungsstufen, bei denen die Cuticula noch nicht vorhanden ist, sich ein einfaches, zelliges Epithel vorfindet. Dieses ist sowohl an der äußeren Körperoberfläche, wie an den Saugnäpfen, an der Pharyngealtasche und dem Pharynx einerseits, und

ferner an dem Cirrusbeutel, Uterus und LAURER-Kanal andererseits, wie auch an einem Teil der Exkretionsblase zu beobachten.

Es ist also bei *Cercariaeum heliciis* ein ursprüngliches Epithel erwiesen, und diese epithelialen Bildungen treten genau so auf, wie BRESSLAU (1899) sie bei den rhabdocölen Turbellarien sowohl bei der Bildung des äußeren Epithels als auch der Bildung des Pharynx mit einem Epithel beschreibt.

Erst wenn bei den Trematoden dieses ursprüngliche, zellige Epithel dem Untergang entgegengeht, treten im Parenchym jene elektiv färbbaren Zellen in Funktion, welche die Cuticula absondern.

In der ganzen von mir beobachteten und auf vielen Schnittserien kontrollierten Embryologie des *Cercariaeum heliciis* ist von mir nie ein Einsinken von Epithelzellen in das Parenchym resp. ein Umwuchertwerden derselben seitens des Parenchyms beobachtet worden. Die die Cuticulasubstanz absondernden Zellen treten vielmehr auf einmal in Funktion in dem Zeitpunkt der Entwicklung, wo das ursprüngliche Epithel fast ganz degeneriert ist und die Kerne nur noch helle, zarte Bläschen darstellen. Der Rest des Epithels wird nun von der abgesonderten Cuticularsubstanz nach außen getrieben und noch weiter abgenutzt, bis er endlich ganz verschwindet, wie es beim ausgewachsenen Tier der Fall ist.

Will man diese im Parenchym liegenden, absondernden Zellen mit HEIN und BLOCHMANN als das „äußere Epithel“ auffassen, so stehen dem doch einige Bedenken gegenüber. BLOCHMANN (1896) sowohl wie HEIN (1904) haben ihre Untersuchungen immer nur an ausgewachsenen Tieren vorgenommen und konnten daher wohl zu ihren Resultaten und den daran angeschlossenen Theorien kommen.

Da aber in Jugendstadien ein ursprüngliches, aus einfachen Zellen bestehendes Epithel zu konstatieren ist, so dürfte die Auffassung von BLOCHMANN und HEIN von vornherein eine Einschränkung erfahren. Jedenfalls sind jene absondernden Zellen nicht das „äußere Epithel“, hervorgegangen aus sämtlichen Zellelementen eines ursprünglichen Turbellarienepithels. Höchstens könnte geltend gemacht werden, daß jene Zellen die drüsigen Elemente des alten, einfachen Epithels bildeten und übrig geblieben sind, um die Cuticula abzusondern. Um diesen Vorgang

vielleicht phyletisch zu verstehen, ist hervorzuheben, daß bei endoparasitischer Lebensweise das alte Flimmerepithel gegen die Angriffe der Verdauungssäfte etc. des Wirtes den Parasiten nicht genügend schützte, somit einer Degeneration unterliegen und schließlich abgestoßen werden mußte. Dagegen gewannen aber diejenigen Zellen des Epithels, welche die Funktion der Abscheidung einer Cuticula übernahmen, eine um so größere Bedeutung, indem sie eine Substanz absonderten, die den Parasiten gegen die angreifenden Säfte des Wirtes schützte. Diese Zellen können sehr wohl in der Theorie als eingesunkene Teile des Ektoderms aufgefaßt werden (MACLAREN 1903), und so können BLOCHMANN'S (1896) und HEINS (1904) Behauptungen eines epithelialen Charakters dieser Zellen bestehen bleiben, nur sollten jene Zellen weder als das „äußere Epithel“ noch als das „wahre Epithel“ bezeichnet werden. Jene Zellen bleiben mit der Cuticula nur durch Fortsätze in dauernder Verbindung, durch welche die Masse der Cuticularsubstanz weiter abgesondert wird, dieselbe nach Bedarf ergänzend, den Rest der Hautschicht aber nach außen schiebend, der mit seinen Kernen und Kernresten also in der Tat abgenutzt wird.

Andererseits steht bei der elektiven Färbbarkeit jener Zellen dem durchaus nichts im Wege, sie nach wie vor als Parenchymzellen zu betrachten, welche die Absonderung der cuticularen Substanz übernommen haben, und sich infolge dieser Funktion natürlich besonders färben müssen, denn ontogenetisch sieht man sie sich allmählich von den Parenchymzellen differenzieren. Jedenfalls hat bis jetzt die Auffassung jener absondernden Zellen als Parenchymzellen mit abgeänderter Funktion dieselbe Berechtigung, denn Form der Zellen, ihre Anastomosen etc. stimmen ganz mit den Parenchymzellen überein, die denselben Habitus tragen, wie an anderer Stelle angeführt wurde (s. p. 212).

Es bleibt daher immer nur eine theoretische Frage, wie diese absondernden Zellen morphologisch aufzufassen sind. Gehören sie als drüsiger Teil dem alten Epithel an (was auf BLOCHMANN'S Theorie hinauslaufen würde), oder sind sie parenchymatösen Ursprungs (BRANDES), das würde nur dann entschieden sein, wenn man auf irgend einer Entwicklungsstufe einige solcher Zellen aus dem Verband des ursprünglichen, nachgewiesenen Epithels hätte einsinken resp. vom Parenchym umwuchert werden sehen. Dies letztere ist mir nicht gelungen, es kann aber in Anbetracht der überhaupt wenigen Epithelzellen, die sich später im Verlauf der weiteren Entwicklung des Organismus nicht mehr vermehren,

wohl möglich sein, daß das Einsinken jener Zellen schon in so jugendlichen Stadien vor sich geht, daß ein direktes Beobachten dieses Umwuchertwerdens kaum möglich erscheint.

Ich selbst möchte mich der Auffassung anschließen, daß in jenen, die Cuticula absondernden Zellen ein Teil, und zwar der drüsige Teil des alten Epithels, übrig geblieben ist, um die Cuticula absondern zu können¹⁾. Diese Zellen mußten natürlich vom Parenchym umwuchert werden, da sie nicht sehr zahlreich waren und keine besondere Schicht an der Oberfläche unter der Cuticula, welche den ganzen Körper bedecken sollte, bilden konnten. Jedenfalls muß nach den angegebenen Befunden die Theorie BLOCHMANN'S und HEINS, die in diesen Zellen das ganze ursprüngliche Epithel zu erkennen meinen, die angeführte Einschränkung erfahren. Sicher ist ein ursprüngliches, einfaches, zelliges Epithel vorhanden in den jugendlichen Entwicklungsstadien von *Cercariaeum helici*s.

Um jetzt in phyletischer Hinsicht die Epithelverhältnisse bei den Turbellarien, Temnocephalen, Trematoden und Cestoden vergleichend zu betrachten, ließe sich folgendes bemerken. Schon das Wimperepithel der Turbellarien ist differenziert. Die Hauptmasse der Zellen trägt den gewöhnlichen Charakter eines Flimmerepithels, doch sind auch schon zahlreiche Drüsenzellen vorhanden. Die Drüsenzellen liegen zum Teil innerhalb des Epithels, zum Teil sind sie in das Parenchym versenkt, wie z. B. die Stäbchenzellen.

Sehr wichtig für die vorliegende Frage sind auch die Beobachtungen von Prof. L. v. GRAFF (1903) an parasitischen Turbellarien. Es gibt Turbellarien, welche infolge parasitischer Lebensweise an einem Teil des Körpers die Cilien verloren haben oder am ganzen Körper überhaupt keine Cilien mehr besitzen. Es findet sich in diesen Fällen als Körperbedeckung entweder noch ein Epithel aus regelmäßig nebeneinander stehenden Zellen (a. a. O., bei *Graffilla buccinicola*, Taf. I, Fig. 14) oder ein Syncytium mit eingestreuten Kernen (a. a. O. bei *Genostoma marsiliense*, Taf. III, Fig. 17, 23 u. 24) oder eine kernlose Schicht (a. a. O. bei *Syncoelidium*), welches vielleicht früher Kerne enthalten hat. Daraus

1) Diese meine Ansicht über die „Cuticula“ und ihre Herkunft vertrat auch Herr Prof. H. E. ZIEGLER, fußend auf meinen Befunden, in einem Vortrage: Das Ektoderm der Plathelminthen, gehalten auf der Zoologen-Versammlung zu Breslau 1905 (Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft, 1905, p. 35—42).

geht klar hervor, daß das echte Epithel der Turbellarien unter dem Einfluß der parasitischen Lebensweise eine Degeneration erfährt, ganz ähnlich, wie ich sie bei dem ursprünglichen Epithel des *Cercariaeums* nachgewiesen habe. Es ist daraus mit größter Wahrscheinlichkeit zu schließen, daß die Trematoden, als sie aus Turbellarien hervorgingen, ihr ursprüngliches äußeres Epithel verloren haben; demnach hat sich das Epithel in der Phylogenie in ganz ähnlicher Weise verändert, wie wir es jetzt noch in ihrer Ontogenie der Trematoden sehen — eine neue Bestätigung des biogenetischen Grundgesetzes.

An die parasitischen Turbellarien lassen sich die *Temnocephalen* anschließen, die WACKE (1903) genauer beschreibt, und die auch in Bezug auf die Epithelverhältnisse eine Uebergangsgruppe von den Turbellarien zu den Trematoden bilden. Auch in dieser Gruppe von Platoniden sind beide Elemente des Epithels, sowohl gewöhnliche Zellen des alten Epithels, wie auch Drüsenzellen vorhanden.

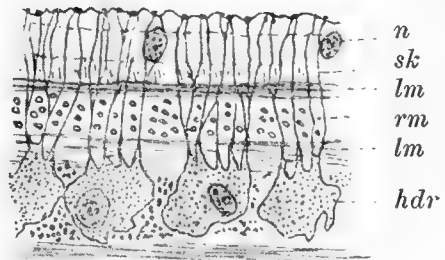


Fig. 4. Sagittalschnitt durch *Temnocephala* (nach WACKE). *hdr* Hautdrüsen, *lm* Längsmuskeln, *n* Nucleus, *rm* Ringmuskeln, *sk* Sekretkanal.

Durch das Auftreten einer Cuticula sind aber beide Elemente schon in ihrer Lage stark verändert. Während die Drüsenzellen in das Parenchym eingesunken sind und die Funktion der Absonderung einer Cuticula übernommen haben, bleiben die anderen Zellen noch an der Oberfläche. Sie bilden hier zeitlebens noch eine besondere Schicht. Es treten aber schon Anzeichen auf, daß sie im weiteren Verlauf der Entwicklung des Stammes überflüssig werden. So gehen die Zellgrenzen verloren, und WACKE spricht dieser Zellenlage einen syncytialen Charakter zu. Die Drüsenzellen, welche die Cuticula hervorbringen, zeigen denselben Charakter wie die der Trematoden. Wie bei diesen, treten auch bei den *Temnocephalen* Anastomosen und Verbindungen dieser multipolaren Zellen auf.

Bei den Trematoden wird das alte Flimmerepithel aber nur noch durch ein vorübergehendes, in der Embryonalentwicklung angelegtes Epithel repräsentiert, und dieses degeneriert später, wie wir oben gesehen haben. Es geht verloren, wo die parasitische Lebensweise der Trematoden einen größeren Schutz gegen angreifende Säfte des Wirtes nötig macht, der nur durch Ent-

wicklung einer Cuticula gewährt werden kann. Etwas Aehnliches vollzieht sich ja auch bei der Flimmerlarve, welche sich in die Sporocyste verwandelt.

Was schließlich die Cestoden betrifft, so sind die Verhältnisse hier ganz ähnlich wie bei den geschlechtsreifen Trematoden. Das sogenannte Epithel der Cestoden entspricht der Drüsenzellschicht der Trematoden. Aber bei der morphologischen Vergleichung ist zu bedenken, daß in der Embryonalentwicklung noch ein äußeres Epithel vorhanden ist. Ich erinnere an das Flimmerepithel der Larve von *Bothriocephalus* und an das embryonale Epithel, welche die Embryonalschale der Tánien erzeugt (*couche chitinogène*). Allerdings schwindet dieses Epithel bei dem Uebergang zur parasitischen Lebensweise und fehlt also schon den Finnen. So sind bei den Cestoden nur jene tiefer liegenden Zellen übrig geblieben und bilden in der Tat das alleinige Epithel, welches die Cuticula absondert, die hier bei der ausgeprägtesten parasitischen Lebensweise unbedingt nötig geworden ist.

Andere Organsysteme.

Nervensystem.

Nächst der Oberhautbildung tritt als erste Differenzierung an den Keimballen die Bildung des Nervenzentrums auf. Bald, nachdem der Keimballen seine gewöhnliche Größe erreicht hat, lassen sich von den mit Kernfarbstoffen stark gefärbten Zellen andere schwach tingierbare unterscheiden, welche die Anlage des Nervenzentrums sind, wie aus einer Vergleichung mit älteren Entwicklungsstadien hervorgeht. An der Stelle des Keimballens, wo später das Acroganglion zu liegen kommt, ordnen sich die Zellen kalottenförmig und scheiden eine Fasermasse aus, die das spätere Ganglion bildet (Taf. XIV, Fig. 1—3 u. 5 *na* und Taf. XV, Fig. 8. u. 9 *na*).

In manchen Fällen habe ich gesehen, wie die frühzeitige Anlage des Nervenzentrums dicht an der Oberfläche erfolgt (Taf. XIV, Fig. 1 *na*), analog den Befunden, wie sie BRESSLAU (1899) für rhabdocöle Turbellarien angibt. Ist im Keimballen der Mundsaugnapf angelegt, was sehr früh erfolgt, so tritt alsbald auch das auf Schnitten nur schwach gefärbte Nervenzentrum auf als faserige Masse über dem hinteren Teil des Mundsaugnapfes, welche von den zugehörigen Zellkernen regelmäßig umlagert wird (Taf. XV, Fig. 8 u. 9 *na*).

In der weiteren Entwicklung habe ich das Nervensystem nicht mehr verfolgt, da dieselbe von BETTENDORF (1897) vollständig klargestellt und in allen Einzelheiten erörtert worden ist. Auch auf spezielle Nervenfärbungen und deren Beobachtung habe ich mich des näheren nicht eingelassen, sondern an den Präparaten, wie ich sie für meine anderen Untersuchungen nötig hatte, BETTENDORFS Befunde nach Möglichkeit zu bestätigen mich bemüht.

Muskulatur.

Wie bei der Trematodenmuskulatur im allgemeinen, so kann man auch bei *Cercariaeum heliciis* zwei große Gruppen von Muskeln unterscheiden. Erstens sind es die Muskeln des Hautmuskelschlauches mit seinen 3 Schichten von Ring-, Längs- und Diagonalmuskeln, deren Anordnung in Schichten bereits WALTER (1858) richtig feststellte. Die zweite Gruppe ist die der von LEUCKART (1863) zuerst beschriebenen Parenchymmuskeln. Ueber die eigentliche Entstehungsweise und histologische Beschaffenheit herrschte unter den Autoren eine große Meinungsverschiedenheit. Hier waren die Ansichten dahin geteilt, ob Kerne in den Fasern vorhanden seien (LEUCKART, WALTER, HECKERT), oder ob solche Kerne in den Fasern fehlen, wie andere Forscher geltend machten (ZIEGLER, LOOSS). In einer neueren Arbeit hat jetzt BETTENDORF (1897) klargelegt, wie die Verhältnisse sich gestalten. „Obwohl nun die kontraktile Faser für sich allein keine Zelle ist, da sie in der Tat kernlos ist und ihrem morphologischen Werte nach also nur als Fibrille anzusehen ist, so kann man dem Element der Muskulatur doch die Zellnatur nicht absprechen, da alle Muskelfasern noch im Zusammenhange stehen mit ihrer Bildungszelle, von der sie ja abgeschieden sind“. BETTENDORF hat die einzelnen Myoblasten oder Muskelbildungszellen durch die Methylenblau- und GOLGI-Methode vollkommen nachgewiesen und in ihnen die von anderen Autoren verschieden aufgefaßten sogen. „großen Zellen im Körperparenchym“ wiedergefunden. Er hat die Form der Myoblasten, von denen einer immer zu 3 bis 4 Fasern gehört, genau erkannt und auch den Grund für die multipolare Beschaffenheit des Myoblasten angegeben. Ebenso hat er in histogenetischer Hinsicht die Bildung der Muskelfasern verfolgt, deren Entwicklung ja das *Cercariaeum heliciis* in schönster Weise beobachten läßt, da sich das geschlechtsreife, also ausgebildete Distomum direkt (ohne Zwischenstufen, Encystierungen etc.) aus dem Keimballen der Spor-

cyste entwickelt, wie dies durch die Untersuchungen von HOFFMANN (1899) festgestellt wurde.

Ich habe mit Methylenblaufärbungen dieselben Resultate gehabt wie BETTENDORF, aber naturgemäß in so überwiegender Weise das Auftreten multipolarer Myoblasten nicht beobachten können, da es sich bei meinen Untersuchungen immer um jüngere Cercariäen handelte, deren Muskelfasern erst im Entstehen begriffen waren. Daher kommt es auch, daß ich verhältnismäßig oft noch Muskelfasern fand, welche in der spindelförmigen Muskelsubstanz die Kerne noch enthielten und andere Stadien, wo der Myoblast sich gerade aus den Fasern der Muskeln zu sondern im Begriff stand, um später in die von der betreffenden Faser recht weit entfernte Lage überzugehen und die multipolare Beschaffenheit zu gewinnen.

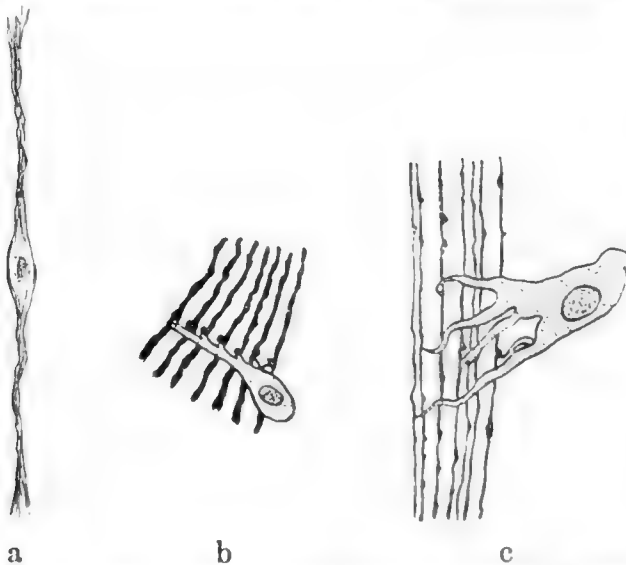


Fig. 5a—c. a Parenchymmuskelfaser (dorso-ventral), der Myoblast ist aus seiner Faser noch nicht herausgerückt. b Radiärmuskelfasern des Mundsaugnäpfes mit einem Myoblasten (nach BETTENDORF). c Ringmuskulatur mit zugehörigem Myoblasten (nach BETTENDORF).

Allem Anscheine nach rücken auch nur diejenigen Myoblasten so weit von den Fasern, die sie gebildet haben, fort, welche zum Hautmuskelschlauch gehören. Hier liegen die einzelnen Muskelfasern sehr dicht, so daß kein Raum mehr bleibt für die Zellkörper, die sie abgesondert haben. Die Myoblasten liegen jedoch ursprünglich zwischen den submuskulären Zellen (sogen. „Epithelzellen“ nach

BLOCHMANN). Diese Muskelbildungszellen können dann in eine tiefere Lage im Parenchym verlagert werden und bleiben mit ihren Fasern nur durch lange Brücken in Verbindung.

So finden wir sowohl in der Längsmuskel- als auch Ringmuskelschicht des Wurmes keine Myoblasten, sondern letztere liegen innerhalb des submuskulären Parenchyms.

Anders sind aber die Verhältnisse bei den Saugnäpfen (Taf. XV, Fig. 11 *my*). Hier liegen die einzelnen Bündel der Radiärmuskelfasern weiter auseinander, so daß zwischen den einzelnen Bündeln noch andere Gewebelemente Raum haben. Die Folge davon ist,

daß die Myoblasten noch immer an ihren Muskelfasern liegen und nicht soweit fortgerückt sind wie bei den Fasern des Hautmuskelschlauches.

Hier ist die Histologie des Saugnapfes von *Cercariaeum helici* noch näher zu berühren. Die Anlage im erwachsenen Keimballen der Sporocyste erfolgt aus einem sich von den übrigen Zellen des Keimballens heraus absondernden Zellenkomplex und zwar geschlossen. Die Lumenbildung habe ich oben bei der Frage nach der Cuticulabildung schon beschrieben (p. 195 u. 196). Die Kerne, die zuerst einen einfachen Haufen bilden, rücken allmählich nach der Peripherie der Anlage, wo sich aus den Parenchymzellen hervorgehend auch eine dichtere Bindegewebshülle um den späteren Saugnapf ausbildet. Nur in der Mitte bleiben die Zellen zurück, welche das spätere Epithel liefern, das schließlich wieder abgeworfen wird, wie oben ausgeführt wurde. Nach weiteren Differenzierungen, wenn sich z. B. die Muskelfasern ausbilden und die Cuticula beginnt abgesondert zu werden, sind neben den oben beschriebenen Myoblasten mit ihren Muskelfasern auch die Zellen, welche die Cuticula absondern, deutlich nachzuweisen. Auch die Sinneskölbchen, welche BETTENDORF (1897) (Fig. 22 seiner Taf. XXX) im Saugnapf abbildet, habe ich beobachten können. Sie liegen immer (Fig. 11, Taf. XV) zwischen den einzelnen Muskelbündeln direkt an der Cuticula und treten durch feine Fortsätze mit ihren Zellen, die weiter nach innen liegen, in Verbindung. Außer den Radiärmuskeln im Saugnapf findet sich an seiner Peripherie noch eine Diagonal- oder Oberflächenmuskelschicht (Taf. XV, Fig. 11 *dmsk*), die den Saugnapf in tangentialer Richtung kontrahiert. Da ich diese Muskeln meist nur im Querschnitt vor mir hatte, habe ich ihre Myoblasten nicht gesehen, die ja im wesentlichen nicht von denen der anderen Muskelfasern abweichen dürften.

Die einfachste und ursprünglichste Form der Muskelfasern findet man bei den sogen. Parenchymmuskeln. Hier liegt der Kern noch an der Spindel, welche beiderseits in die Muskelfasern ausläuft (Textfig. 5a).

Wir haben also im Verhältnis der Myoblasten zu den Muskelfasern bei *Cercariaeum helici* alle drei Möglichkeiten verwirklicht, die einfache Spindelzelle, die Muskelbildungszelle mit tangentialer Lage der Faser (wie im Saugnapf) und den isolierten Myoblasten, der nur noch durch Plasmabrücken mit seinen Fasern in Verbindung steht (wie am Hautmuskelschlauch). Alle 3 Formen

finden ihre Erklärung in der Lage der Muskeln zueinander und in ihrer Anordnung im Körper.

Parenchym.

Auch in Bezug auf das Bindegewebe oder Parenchym der Trematoden gingen und gehen zum Teil noch heute die Ansichten der Forscher weit auseinander. Wenn ich auch nur eine Species der Trematoden untersucht habe, so muß ich doch mitteilen, wie ich die Verhältnisse hier gefunden habe. Ich will zuerst über das Bindegewebe im allgemeinen sprechen, dann daran anschließend die Subcuticularschicht betrachten und darauf die Einlagerungen, welche in besonderen Parenchymzellen vorhanden sind.

Der Teil der Gewebe des Trematodenkörpers, der den Raum zwischen Darm und Hautschicht einnimmt, wird Parenchym genannt. Dieses füllt alle Räume, die nicht von besonderen Organ-systemen eingenommen werden, aus, umschließt mit einer deutlich abgesetzten Hülle Saugnäpfe, Pharynx und Darm, begleitet auch die Muskelfasern des Körpers und umhüllt ebenso Genitalorgane wie Exkretionssystem.

Ueber seinen Habitus hat man sich viel gestritten. Viele der älteren Autoren wollen zweierlei Arten von Bindegewebszellen beobachtet haben, wie LOOSS (1893) und SCHWARZE (1885), besonders WALTER (1893); der letztere beschreibt „vier Typen“ von Parenchym. Alle diese Autoren kommen darin überein, ein Maschenwerk beobachtet zu haben, welches „große Zellen“ oder „Blasenzellen“ umschließt. Die Auffassung dieser „großen Zellen“ hat nun aber BETTENDORF (1897) in einer größeren Arbeit dahin berichtet, daß dies die Myoblasten oder Muskelbildungszellen sind. Mit dieser Tatsache fällt wohl der größte Teil jener Behauptungen von verschiedenen Typen des Bindegewebes der Trematoden und es bleibt zu erörtern nur übrig der „faserige Teil“.

Auch hier gehen die Ansichten der Forscher auseinander und stehen sich darin gegenüber, ob die größeren Hohlräume, die zwischen den Fasern zu beobachten sind, intercellulär und intracellulär seien. Nach WALTER (1893) u. a. ist das letztere der Fall, und diese Hohlräume würden also große mit glasheller Flüssigkeit gefüllte Vakuolen der Bindegewebszellen darbieten. Diese Ansicht spricht auch LOOSS (1895) für Bilharzia aus. Doch stehen dieser Auffassung entgegen die Ansichten neuerer Autoren, von denen BUTTEL-REEPEN (1902) „blasig aufgetriebene Paren-

chymzellen nicht gefunden“ hat. Auch geht die neuere Auffassung dahin, die Hohlräume, die unter dem Mikroskop glashell erscheinen und ungefärbt bleiben, als intercellulär zu erachten, gefüllt mit einer Flüssigkeit, die aus den faserigen, multipolaren Parenchymzellen stammt. Man kann dieses System von feinen Spalträumen als ein Schizocöl oder als primäre Leibeshöhle auffassen.

Auch in Beziehung auf die biologischen Momente scheint mir die Auffassung der Hohlräume als intercellulär die richtige zu sein. Wie man leicht sehen kann, wenn man *Cercariaeum helici* in physiologischer Kochsalzlösung oder auch dem Nierensaft der Schnecke beobachtet, streckt und kontrahiert sich der Wurm sehr lebhaft und zwar in aller kürzester Frist. Dies geschieht so, daß der Wurm einerseits 3–4mal so lang ist als im kontrahierten Zustand, und dann nur fadenförmig erscheint, während er andererseits zusammengezogen nur 1–2 mm mißt. Diese schnellen Umwandlungen in der äußeren Form würden nicht nur auf Kontraktion der Muskeln beruhen können, wenn dieselben auch noch so dehnbar oder kontrahierbar wären. Obwohl sie diese Veränderung bedingen, so können sie dem Wurm doch nicht jene konträren Formen geben. Vielmehr muß eine Substanz vorhanden sein, die schnell durch die Gewebe hindurch gepreßt werden kann. Während bei etwa blasigen, die Flüssigkeit enthaltenden Parenchymzellen die Diosmose von benachbarten Zellen lange nicht so schnell wirken könnte, um diese Säfte im Körper des Wurmes der veränderten Gestalt gemäß zu verteilen, würden Säfte, welche die Intercellularräume im Bindegewebe ausfüllen, diesen Bedingungen sehr gut nachkommen, und was noch hinzugefügt werden muß, doch den Turgor des Körpers erhalten, der beim Mangel eines festen Skeletts ja vorhanden sein muß, wenn die Muskeln in einer so ausgesprochenen Weise wirken sollen.

Ich halte das Parenchym also für ein netzartiges Gerüst multipolarer Bindegewebszellen (Taf. XV, Fig. 12) mit nicht allzuhäufigen Kernen. Es umspinnt alle Organe und Organsysteme in gleicher Weise, ohne seinen Habitus in den verschiedenen Körperregionen zu ändern. Es umspinnt auch die dorso-ventralen Muskeln, ferner die Nerven, ebenso wie auch die Myoblasten oder Muskelmutterzellen (Taf. XV, Fig. 10 *my*). und die Drüsenzellen, sowie die Speicheldrüsen des Vorderdarms (Taf. XV, Fig. 10 *opdr*) werden von ihm eingeschlossen.

Nur nach der Oberfläche des Körpers zu ändert sich der Habitus des Parenchyms. Betrachtet man die subcuticuläre Schicht,

d. h. die Schicht des Körpers, die zwischen der Cuticula und den Muskelschichten des Hautmuskelschlauches liegt, so ist an der Grenze zwischen Cuticula und Subcuticularis bei *Cercariaeum helicis* eine eigentlich ausgeprägte Basalmembran nicht vorhanden, wie sie BLOCHMANN (1896) in seiner Theorie für die Trematoden angibt, wenn man nicht die äußerst schwache, aber scharfe Grenze zwischen Cuticula und Subcuticula dafür halten will. Direkt unter der Cuticula trifft man eine starke Verdichtung des netzartigen Parenchyms an. Auch die Kerne sind oft häufiger, während die Interzellularräume bei weitem nicht mehr die Ausdehnung, die sie im übrigen Körperbindegewebe haben, zeigen und nach dem Rande zu gänzlich verschwinden. Dies ist die von vielen Autoren beschriebene Subcuticula oder Subcuticularis. Wegen ihres besonderen Habitus schrieb ihr ein Teil der Autoren die Absonderung der Cuticula zu, wie WALTER (1893) und LOOSS (1893), deren Ansichten jetzt aber sich als unrichtig herausgestellt haben, wie schon BRANDES (1892) und ferner BLOCHMANN (1896), MACLAREN (1903) und HEIN (1904) durch die Befunde von submuskulären Zellen, die die Cuticula absondern, gezeigt haben.

Auch BUTTEL-REEPEN (1903) betrachtet die Subcuticularis als besondere Schicht, die „besteht aus wirr angeordneten elastischen Fasern“. Meiner Ansicht nach ist die Subcuticula ein verdichtetes Fasergewirr der Parenchympfasern, wie wir sie im Innern des Körpers finden. Sie haben gegen die Oberfläche des Körpers hin nicht mehr jene großen Interzellularräume und schließen das Parenchymsgewebe in einer besonderen Schicht, die aber nach innen zu immer mehr auffasert, gegen die Cuticula ab, mit welcher zusammen die Subcuticularis eine elastische Hülle um das Tier bildet, damit die Muskeln eine festere, wenn auch nachgebende Ansatzstelle finden. Diese verdichtete Fasermasse der Subcuticula wird von den Fortsätzen der die Cuticula absondernden Zellen durchquert bis an die Unterseite der Cuticula heran. Nach innen zu nimmt die Dichte der Fasern ab, und Interzellularräume treten auf und werden auch allmählich größer, um zu dem Habitus des gesamten Körperparenchyms überzuleiten.

Unter der Subcuticularis finden sich zunächst die Muskelschichten, die den sogen. Hautmuskelschlauch bilden. Auch sie werden von Parenchympfasern umflochten. Noch weiter nach unten beobachtet man, abgesehen von den die Cuticula absondernden Zellen, die sich in dieser Zone des Körpers finden und deren theoretische Auffassung als Parenchymzellen oder versenkte Epithel-

zellen schon bei der Epithelfrage beleuchtet wurde, neben den gewöhnlichen, faserigen, multipolaren Parenchymzellen, wie sie sonst im ganzen Bindegewebe des Körpers zu finden sind, noch eine besondere Art von Zellen. Dies sind die Zellen, welche ein Konkrement enthalten, das durch Pikrinsäure gelb gefärbt wird. Diese Zellen mit ihren Konkrementen treten hauptsächlich an der dorsalen Region in der Gegend vom Mundsaugnapf bis zum mittleren Teil des Gabeldarms äußerst zahlreich auf, finden sich jedoch weiter nach dem Aboralpol zu auch noch, bleiben aber an der Dorsalseite bei weitem viel häufiger als an der Ventralseite, wo sie aber auch, wenn auch nur vereinzelter, zu finden sind.

Diese Zelleinlagerungen bei *Cercariaeum helici*s bestehen aus organischer Substanz, denn sie verschwinden weder mit Säuren, noch verändern sie sich wesentlich mit fällenden Reagentien, während sie mit wasserentziehenden schrumpfen. Mit Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat färben sie sich auf Schnittpräparaten mit Pikrinsäure gelb und bleiben immer sehr stark lichtbrechend. Zuerst meinte ich, diese Einlagerungen mit den Kalkkonkrementen, wie man sie bei Cestoden (BRAUN 1900, PINTNER 1880) findet, homologisieren zu können, denn sie verhalten sich gegen Farbstoffe sehr verschieden, wie dies PINTNER auch bei Cestoden für die organische Grundsubstanz angibt, die nach dem Fortlösen des Kalkes übrig bleibt. Doch besteht hinsichtlich ihrer Entstehungsweise eine Verschiedenheit im Vergleich zu den Kalkeinlagerungen der Cestoden (BRAUN 1903).

Schon HOFFMANN (1899) beschreibt diese Konkremeute als „glänzende Kugeln“. Seine Befunde stimmen aber mit den meinen nicht überein, denn er will sie zerstreut im ganzen Körper, ja sogar im Darmepithel beobachtet haben, während ich sie nur in jener gewissen, submuskulären Randzone, und zwar besonders zahlreich an der Dorsalseite habe finden können. Die Konkremeute zeigen ein helles Zentrum, um das herum konzentrisch immer neue Schichten abgelagert werden. HOFFMANN (1899) hielt diese „glänzenden Kugeln“ für Nukleolen der Zellen, eine Ansicht, der ich nicht beitreten kann. Betrachtet man die Parenchymzellen von gewöhnlichem Habitus, so fallen in eben jener Dorsalrandzone Zellen auf, die neben einem Nucleus noch Einlagerungen enthalten, welche im Entstehen zuerst nicht größer sind wie der Nucleus. Dieser ist stets, auch im ausgebildetsten Stadium dieser Einlagerungen vorhanden, und deshalb kann ich mich der Auffassung HOFFMANNs, der diese „glänzenden Kugeln“ für Nukleolen hält,

nicht anschließen. In diesen Zellen finden sich jene Konkreme nicht nur in der Einzahl; ich habe auch 2 oder 3 nebeneinander (Taf. XV, Fig. 22) in derselben Zelle beobachtet.

Bei ihrer Entstehung sind sie nicht größer als der immer erkennbare, neben ihnen liegende Nucleus. Bei dem Wachstum der Konkreme, also bei der weiteren Ablagerung, die konzentrisch um die zuerst angelegten Schichten erfolgt, wird der Nucleus immer mehr nach der Wandung der Zelle gedrängt. Das Chromatin des Nucleus wird immer spärlicher. Hat das Konkrement seine volle Größe erreicht, so liegt es in einem glashellen Hof, der neben der Einlagerung nur noch das Kernkörperchen erkennen läßt (Taf. XV, Fig. 21). Letzteres wird kleiner und kleiner, denn auch die Funktion oder Tätigkeit der Zelle geht gewissermaßen ihrem Ende entgegen in dem Grade, wie die Bildung des Konkrements beim ausgebildeten Tiere fortschreitet. Zuletzt bleibt ein (aber immer noch tingierbares) Kernkörperchen am Rande der das Konkrement bergenden Zelle bestehen (Taf. XV, Fig. 21). Es bleibt ein heller Plasmaring um Konkrement und Kernkörperchen, und rings um ihn herum sind dichtere Parenchymfasern vorhanden, als man sie sonst an anderen Stellen des Cercarienkörpers findet.

Wollte man versuchen, den vorliegenden Befund zu erklären, so könnte man vielleicht folgendes sagen. Da das Konkrement sich gegen Farbstoffe ähnlich verhält wie die Cuticula, so besteht es wahrscheinlich aus einer annähernd gleichartigen Substanz. Der Kern ist sicherlich an der Bereitung der abzusondernden Cuticularmasse beteiligt. Es können wohl schließlich auch Konkreme einer derartigen Substanz dort niedergelegt werden, wo uns ihr Vorhandensein für das Tier nicht ohne weiteres einleuchtend oder notwendig erscheint. Jedenfalls finden sich die Konkreme besonders angehäuft in der vorderen Dorsalzone, und hier ist die Cuticula (vielleicht in Zusammenhang mit jener Konkrementanhäufung?) besonders stark und mächtig ausgebildet.

Darmepithel.

Auf den Mundsaugnapf folgt der Pharynx nicht unmittelbar, vielmehr findet sich, wie oben bei der Epithelfrage schon hervorgehoben wurde, noch eine sogen. Pharyngealtasche, welche ebenso wie Saugnapf und Pharynx beim erwachsenen Cercariaeum mit einer Cuticula ausgekleidet ist. An diese schließt sich der Pharynx

an. Dann folgt der eigentliche Darm, ausgekleidet mit einem ausgeprägten Epithel. Was nun dessen Differenzierung und Bildung anbetrifft, so tritt dieselbe erst ein, nachdem bereits der ganze Pharyngealkomplex im wesentlichen gebildet ist. Muskulatur und Hautschicht haben im Mundsaugnapf und Pharynx schon einen hohen Grad der Ausbildung erlangt, bevor eine Entwicklung des Darmlumens eintritt.

Der eigentliche entodermale Darm legt sich an als ein kompakter Zellenzapfen (Taf. XIV, Fig. 5 *da*), der sein Lumen durch Auseinanderweichen der einzelnen Zellelemente bildet, ein Vorgang, den man als Fortsetzung der Bildungsweise der Lumina des Saugnapfes, der Pharyngealtasche und des Pharynx auffassen kann.

Wenn aber SCHWARZE (1885) mitteilt: „Die axialen Zellen dieses Haufens erfahren eine eigentümliche Metamorphose“, Plasma und Kerne sollen degenerieren, resorbiert oder nach außen entleert werden, so kann ich dem für die Entstehung des Darmlumens bei *Cercariaeum heliciis* nicht beipflichten. Von einem Untergang von Zellen habe ich keine Spur bemerkt. Das Lumen des Darmes entsteht zuerst in dem mittleren Teil des Darmes, welcher unmittelbar auf den Pharynx folgt. Hier weichen die Zellen der soliden Darmanlage auseinander (Taf. XV, Fig. 8 *da*), und das Lumen dringt von hier aus in die Darmschenkel ein, welche zu dieser Zeit noch viel kürzer sind als später (Taf. XIV, Fig. 5 *da*). Die Zellen des Darmepithels haben zu dieser Zeit einen blasigen Charakter, und die Flüssigkeit, welche das Darmlumen bildet, ist wahrscheinlich von ihnen ausgeschieden. Der Pharynx hat zu dieser Zeit noch kein Lumen. Ist dieses gebildet, so verschwinden auch die beiden letzten Epithelzellen, die sich (Taf. XV, Fig. 8, 9 *phep*₁) am Grunde desselben finden. Das Lumen, welches schon vorhanden war, bevor im Pharynx der Durchbruch erfolgte, erweitert sich. Je mehr aber der Hohlraum sich ausdehnt, um so mehr gehen die späteren Darmepithelzellen in ihrem Volumen zurück. Die Zellen platten sich etwas ab und bilden das definitive Darmepithel.

Das Auseinanderweichen der Zellen bei der Darmlumenbildung, welches SCHWARZE (1885) nur für den gegabelten Teil des Darmes annimmt, da er hier Zellreste oder degenerierende, etwa austretende Zellen nie gefunden hat, gilt also bei *Cercariaeum heliciis* für den ganzen Darmkanal. Daß hier vom eigentlichen Darm gar keine Zellen ausgestoßen werden, wie es SCHWARZE (1885) bei der Bildung des unpaaren Vorderdarmes von *Cercaria armata* beschreibt, beruht wohl darauf, daß bei *Cercariaeum heliciis*

kein besonderer unpaarer Vorderdarm vorhanden ist (wo SCHWARZE die Degeneration von Zellen beobachtete), und daß die Gabelung des Darmes sofort unmittelbar hinter dem Pharynx eintritt, wodurch ja eine Uebereinstimmung mit der Lumenbildung, wie SCHWARZE sie in seinem Falle für den Gabeldarm angibt, erblickt werden kann.

Nachdem das Lumen entstanden ist, nehmen die Zellen den Charakter des definitiven Darmepithels an. Dies ist besonders schön an mit Borax-Karmin in toto vorgefärbten und mit Indigkarminpikrat oder Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat nachgefärbten Präparaten zu verfolgen (Taf. XV, Fig. 10 *dep*). Je mehr die Darmepithelzellen im Laufe der Darmentwicklung den blasigen Charakter aufgeben, desto mehr verlieren sich die Zellgrenzen zwischen den einzelnen Zellen, und in gleicher Weise wird nach innen, d. h. nach dem Lumen zu eine besondere Schicht abgeschieden.

Die Zellen des definitiven Epithels bilden also ein Syncytium, das keine Zellgrenzen mehr erkennen läßt, und in dessen Plasma nur die regelmäßig gelagerten Kerne hervortreten. Wenn POIRIER (1885) bei Trematoden ein Cylinderepithel ohne Kerne im Darm konstatiert, so halte ich dies beides für unrichtig, denn von Zellgrenzen ist nichts zu erkennen, wohl aber sind zahlreiche und zwar ziemlich regelmäßig gelagerte Kerne vorhanden.

Dieser syncytiale Charakter des Darmepithels findet wohl auch seine Erklärung in der amöboiden Beschaffenheit der Zellen, die schon ZIEGLER (1883) und auch BUTTEL-REEPEN (1902) konstatiert haben. Wie letzterer, habe ich auch nur eine „feine streifige Differenzierung des Protoplasmas“ am Saum des Darmepithels beobachten können. Auch habe ich die Vakuolen, die BUTTEL-REEPEN (1902) als Chyluströpfchen betrachtet, bemerkt. Ferner sprechen sich auch SOMMER (1880) und LEUCKART (1889) für den amöboiden Charakter dieses Epithels aus, das nach dem Lumen zu „ohne feste Begrenzung“ ist.

HEIN (1904) beschreibt bei *Distomum lanceolatum* eine innere Schicht des Darmepithels, welche „einen feinen, sehr dichten Stäbchenbesatz zeigt“. Ich sehe bei *Cercariaeum helici*s eine Schicht, welche ein ähnliches Ansehen hat, aber ich muß sie in anderer Weise auffassen. Schon ZIEGLER (1883) und auch BUTTEL-REEPEN (1902) sprechen sich dafür aus, daß am Darmepithel „amöboide Fortsätze“ beobachtet werden. Ich halte diese angebliche Stäbchenschicht auch für amöboide Fortsätze der syncytialen Darmepithelzellen, die wohl dazu dienen, die Nahrung des Wurmes, die bei *Cercariaeum helici*s aus Nierenkonkrementen besteht, zu resorbieren,

zumal diese Fortsätze häufig, wie die Beobachtung lehrt, sich an die Nahrungspartikelchen im Darm anlegen und bei ihrer Verdauung eine hervorragende Rolle zu spielen scheinen.

In den vorderen Teil des Darmes münden ferner noch Drüsen, die im Parenchym eingelagert sind (Taf. XV, Fig. 10 *spdr*). Diese Drüsen bildet auch HOFFMANN (1899) auf dem Gesamthabitusbild von *Cercariaeum helici*s ab. Es sind dies einzellige Drüsen, die sich auf mit Borax-Karmin und Indigkarminpikrat gefärbten Präparaten mit rotem Kern und gelbem Plasma deutlich vom umgebenden Parenchym abheben. Auch auf Schnitten sind sie nur im vorderen Teil des Körpergewebes zu beobachten und begleiten den Darm als große einzellige Drüsen, die ihre Ausführungsgänge zum Darm senden. Ob diese Drüsen dem Entoderm des Darmes oder dem Mesoderm oder Parenchym angehören, konnte ich nicht feststellen, da sie erst in ganz späten Entwicklungsstadien auftreten und sich auch dann erst so elektiv färben, wenn sie in Funktion treten, d. h. wenn das *Cercariaeum* Nahrung aufnimmt und verdaut. Es ist aber wohl möglich, daß es sich um entodermale einzellige Drüsen handelt, die ihrer Größe wegen aus dem Verbande des Darmepithels in das angrenzende Parenchym verlagert wurden, gewissermaßen versenkt wurden, und nur mit ihren Ausführungsgängen mit dem Darmlumen in Verbindung blieben.

Inwieweit diese einzelligen Drüsen bei der Verdauung mitwirken, habe ich nicht feststellen können, nur so viel steht fest, daß ihre Ausführungsgänge bis an den Darm heran reichen, und es wird die Auffassung als Speicheldrüsen, wie HOFFMANN (1899) sie beschreibt, die richtige sein.

Anhang: Das *Miracidium*.

Der Gang der Embryonalentwicklung von *Cercariaeum helici*s ist schon von HOFFMANN (1899) aufgeklärt worden, und ich möchte nur noch einige vervollständigende Beobachtungen in dieser Hinsicht hinzufügen. Wie bekannt, schlüpfen die Flimmerlarven aus den Eiern aus, wenn sie in den Darm der Schnecke gekommen sind und der Deckel durch den Magensaft gelöst worden ist. Ich fand die *Miracidien* aber weniger zahlreich im Darm als in der Atemhöhle und Niere, wo sie oft massenweise zu finden waren. Auch habe ich sie häufig in den Genitalgängen der Schnecke gefunden. Wie die Flimmerlarven vom Darm, wo sie ja nach HOFF-

MANN ausschlüpfen, in all diese Organe des Schneckenkörpers kommen, ist schwer zu sagen, da sie jedes Werkzeuges anderer ähnlicher Miracidien entbehren. Höchstens könnte man für ihre Wanderung vom Darm in die anderen Organe die Blutbahn der Schnecke in Anspruch nehmen.

An diesen Miracidien, die von HOFFMANN nicht genau abgebildet wurden, läßt sich folgendes von Wichtigkeit unterscheiden. Die Larve gleicht einer Kugelcalotte mit etwas aufgebogenen Rändern, an denen die Flimmerung, die sich über den ganzen Körper erstreckt, besonders kräftig entwickelt ist. Die Larven haben einige Aehnlichkeit mit Infusorien und bewegen sich in den Säften der Schnecke oder auch in physiologischer Kochsalzlösung lebhaft flimmernd fort, indem sie sich langsam um ihre eigene Achse drehen.

Jetzt soll noch etwas über die innere Differenzierung des Miracidiums berichtet werden. Zum Verständnis des Baues des Miracidiums muß ich die Befunde von GOLDSCHMIDT (1905) an der Larve von *Zoogonus mirus* Lss. zum Vergleich beiziehen. Er fand, daß die Körperwand von einem großzelligen Epithel gebildet ist, unter welchem sehr wenige Parenchymzellen liegen, und welches die Germinalzellhaufen umschließt, die sich in einer geräumigen Leibeshöhle (einem Schizocöl) befinden.

Aehnliche Verhältnisse finden sich am Miracidium von *Cercariaeum helici*s. Hier findet sich auch ein ausgeprägtes Ektoderm, welches aber keine deutlichen Zellgrenzen mehr erkennen läßt. Nur bemerkt man mit der Borax-Karminfärbung einige Kerne, die unbedingt dem Ektoderm angehören müssen (Taf. XIV, Fig. 6 *ectk*). Dieses Vorhandensein jener Kerne in der äußeren, ziemlich kontinuierlichen Ektodermhülle ist besonders hervorzuheben, da nach HOFFMANN'S (1899) Meinung Kerne in dieser Körperschicht der Flimmerlarve völlig fehlen. Ferner beschreibt HOFFMANN „im Entoblasten regelmäßig 7 Zellen mit deutlichem Kern und Kernkörperchen“. Ich habe diese Siebenzahl auch in allen beobachteten Fällen feststellen können. Doch handelt es sich hier nicht um einzelne Zellen mit Kern und Kernkörperchen, sondern um dicht gedrängte Zellhaufen mit äußerst stark tingierbaren Kernen. Sowohl die Lage dieser 7 Zellhaufen (Taf. XIV, Fig. 6 u. 7 *kbl*), wie auch die starke Färbbarkeit ihrer Kerne weisen darauf hin, daß man es hier mit embryonalen Zellen zu tun hat. Ich bin der Ansicht, daß man hier die Mutterzellen der späteren Keimballen vor sich hat, die in der aus dem Miracidium hervorgegangenen Spor-

cyste die Cercariäen erzeugen. Im großen und ganzen finden wir also in diesem Miracidium dieselben Verhältnisse wieder, wie sie GOLDSCHMIDT (1905) bei *Zoogonus mirus* Lss. konstatiert. Hier wie dort ist ein Ektoderm mit deutlichen Kernen, darauffolgend eine Art Leibeshöhle oder Schizocöl vorhanden, in der sich dann hauptsächlich noch die Germinalzellen der späteren Generation finden. Im übrigen ist beim Miracidium von *Cercariaeum helici* die Siebenzahl dieser Keimzellenhaufen so konstant, daß sie als Typus für diese Species aufgefaßt werden kann.

Weiter habe ich am Miracidium noch einige blasenförmige Gebilde wahrnehmen können, über deren Bedeutung ich nichts sagen kann.

Zugegeben muß werden, daß die histologischen Verhältnisse am Miracidium sowohl, als auch die Veränderungen bei seinem Uebergang in die Sporocyste einer weiteren Aufklärung bedürfen. Ich konnte aber wegen der Ungunst der Jahreszeit, die mir zwar die für meine Zwecke geeigneten Entwicklungsstadien lieferte, die Histologie beim Miracidium nicht eingehend verfolgen, denke aber, daß es mir möglich sein wird, die hier noch fehlenden Beobachtungen nachholen zu können.

Literaturverzeichnis.

- 1) VAN BENEDEN, E., Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. Arch. de Biol. VAN BENEDEN et BAMBEKE, Vol. II, 1881.
- 2) BETTENDORF, H., Ueber Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrb., Bd. X, Anat., 1897.
- 3) BIEHRINGER, J., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. VII, 1884.
- 4) BLOCHMANN, F., Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern. Biol. Centralbl., Bd. XV, 1895.
- 5) — Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden, Hamburg 1896.
- 6) — Ueber die Entwicklung von Cercariaeum aus Helix hortensis zum geschlechtsreifen Distomum. Centralbl. f. Bakt. u. Paras., Bd. XII, No. 19, 1892.
- 7) BRANDES, G., Zum feineren Bau der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII, Tab. 22, 1892.
- 8) BRAUN, M., Verzeichnis von Eingeweidewürmern aus Mecklenburg. A. d. Arch. d. Freunde f. Naturgesch. in Mecklenburg, 1891.
- 9) — BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. IV, Vermes, Abt. Trematoden, 1893; Bd. IV, Vermes, Abt. Cestoden, 1900.
- 10) — Die tierischen Parasiten des Menschen, 2. Aufl., Würzburg 1903.
- 11) BRESSLAU, E., Zur Entwicklungsgeschichte der Rhadocölen Turbellarien. Zool. Anz., Bd. XXII, No. 600, 1899.
- 12) — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien (Rhabdocölen). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI, Heft 2, 1904.
- 13) BUGGE, G., Zur Kenntnis des Exkretionsgefäßsystems der Cestoden und Trematoden. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. XVI, Heft 2, 1902.
- 14) VON BUTTEL-REEPEN, H., Zur Kenntnis der Gruppe des Dist. clavatum, insbesondere des Dist. ampullaceum und des Dist. siemersi. Zool. Jahrb., Syst., Bd. XVII, Heft 1, 1902.
- 15) COE, W. R., Notizen über den Bau des Embryos von Dist. hepaticum. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. IX, 1896.

- 16) FRAIPONT, J., Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes. Extr. d. Arch. d. Zool., Vol. I, 1880.
- 17) GOLDSCHMIDT, R., Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum* Rud. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXI, Heft 3, 1902.
- 18) — Ueber den Bau und die Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus* Lss. Centralbl. f. Bakteriöl., Bd. XXXII, 1902.
- 19) — Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. XXI, Heft 4, 1905.
- 20) v. GRAFF, L., Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Festschrift für 1902, Graz 1903.
- 21) v. GRONKOWSKI, C., Zum feineren Bau der Trematoden. Poln. Arch. f. biol. u. med. Wissensch., Bd. I, Lemberg 1902.
- 22) HAECKEL, E., Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere, Bd. II, Berlin 1896.
- 23) HECKERT, A., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des *Dist. macrostomum*. Bibl. Zool., Heft 4, 1889.
- 24) HEIN, W., Zur Epithelfrage der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVII, 1904.
- 25) — Beiträge zur Kenntnis von *Amphilina foliacea*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI, 1904.
- 26) HOFFMANN, K., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung von *Dist. leptostomum* OLSSON. Zool. Jahrb., Syst., Bd. XII, 1899.
- 27) KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil, Bd. I, 1890.
- 28) KOWALEWSKI, M., Ein Beitrag zum histologischen Bau der Haut der Trematoden. Anz. d. Akad. d. Wissensch. Krakau, 1895.
- 29) LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere (Platoden), Jena 1888 (1894).
- 30) LANKESTER, E. R., A Treatise on Zoology. Part IV, the Platyhelminia, London 1901.
- 31) LEUCKART, R., Die menschlichen Parasiten, 2. Aufl., Leipzig u. Heidelberg, 1. Aufl. 1863, 2. Aufl. 1889.
- 32) v. LINSTOW, *Distomum caudatum* n. sp. Arch. f. Naturgesch., 39. Jahrg. Bd. I, 1873.
- 33) LOSS, A., Beiträge zur Kenntnis der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1885.
- 34) — Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms der Trematoden. Sitzungsber. Sächs. Ges. d. Wiss., Math. u. Phys., Bd. IX, 1893.
- 35) — Zur Anatomie und Histologie von *Bilharzia haematobia* (COBBOLD). Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLVI, 1895.
- 36) MACLAREN, N., Ueber die Haut der Trematoden. Zool. Anz., Bd. XXVI, No. 702, 1903.
- 37) MECKEL, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Arch. f. Anat. u. wiss. Med., 1846.

- 38) MONTICELLI, F. S., Studii sui Trematodi endoparassiti. Zool. Jahrb., III. Suppl., 1893.
 - 39) OLSSON, Bidrag till Skandinaviens Helminthfauna. Svenska Vetensk. Acad. Handl., 1876.
 - 40) PINTNER, TH., Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers, mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen, Wien 1880.
 - 41) POIRIER, J., Contribution à l'histoire des Trématodes. Arch. Zool. expér. (2.), V, 3, Paris 1885.
 - 42) SCHAUINSLAND, H., Beitrag zur Embryonalentwicklung der Trematoden. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XVI, Neue Folge Bd. IX, 1883.
 - 43) — Ueber die Körperschichten und deren Entwicklung bei den Plattwürmern. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München, Bd. II, 1886, München 1887.
 - 44) — Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XIX, Neue Folge Bd. XII.
 - 45) SCHMIDT, F., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden. Inaug.-Dissert. Rostock, 1888.
 - 46) SCHNEIDER, C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jen. 1902.
 - 47) SCHWARZE, W., Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Inaug.-Dissert. Leipzig, 1885.
 - 48) SOMMER, F., Zur Anatomie des Leberegels, Dist. hepaticum L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIV, 1880.
 - 49) STIEDA, L., Beiträge zur Anatomie der Plattwürmer. I. Zur Anatomie des Dist. hepaticum. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1867.
 - 50) WACKE, R., Beitrag zur Kenntnis der Temnocephalen. Fauna chilensis. Zool. Jahrb., Suppl. III, Heft 1, 1903.
 - 51) WALTER, G., Beiträge zur Anatomie und Histologie einzelner Trematoden. Arch. f. Naturg., 24. Jahrg., Bd. I, 1858.
 - 52) WALTER, E., Untersuchungen über den Bau der Trematoden. Inaug.-Dissert. Halle, 1893.
 - 53) WILL, Anatomie von Caryophyllaeus mutabilis RUD. (Ein Beitrag zur Kenntnis der Cestoden.) Inaug.-Dissert. Rostock, 1893.
 - 54) ZIEGLER, H. E., Bucephalus und Gasterostomum. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIX, 1883.
 - 55) — Das Ektoderm der Plathelminthen. Vortrag. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft, 1905.
-

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

<i>afdep</i> amöboide Fortsätze des Darmepithels	<i>LC</i> LAURER-Kanal
<i>cbtl</i> Cirrusbeutel	<i>lcdr</i> Drüsenzellen am LAURER-Kanal
<i>con</i> Konkreme	<i>my</i> Myoblasten
<i>cut</i> Cuticula	<i>na</i> Anlage des Nervensystems
<i>cz</i> Cuticularsubstanz absondernde Zellen	<i>nl</i> Nucleus in den konkrementhaltigen Parenchymzellen
<i>da</i> Darmanlage	<i>pa</i> Parenchym
<i>dep</i> Darmepithel	<i>pafs</i> Parenchymfasern
<i>dmsk</i> Diagonalmuskeln des Saugnapfes	<i>pak</i> Parenchymkerne
<i>do</i> Dotterstockfollikel	<i>ph</i> Pharynx
<i>ectk</i> Kerne des Ektoderms am Miracidium	<i>phep</i> Pharynxepithel
<i>epks</i> Epithelkerne im Saugnapf	<i>phep₁</i> Pharynxepithel, das Darm-lumen verschließend
<i>epr</i> Reste des ursprünglichen Epithels	<i>pht</i> Pharyngealtasche
<i>exb</i> Exkretionsblase	<i>phtep</i> Pharyngealtaschenepithel
<i>exp</i> Exkretionsporus	<i>rdmsk</i> Radiärmuskeln des Saugnapfes
<i>exsa</i> Exkretions-Sammelröhren	<i>sag</i> Saugnapfanlage
<i>exsaep</i> Exkretions-Sammelröhren-epithel	<i>sk</i> Sinneskölbchen
<i>fl</i> Flimmerung des Miracidiums	<i>spdr</i> Speicheldrüsen am Vorderdarm
<i>gdr</i> Genitaldrüsen	<i>subc</i> Subcuticularis
<i>hl</i> blasenartige Hohlräume des Miracidiums	<i>ut</i> Uterus
<i>hms</i> Hautmuskelschlauch	<i>utdr</i> Drüsenzellen am Uterus
<i>intr</i> Intercellularräume zwischen den Parenchymfasern	<i>utep</i> Uterusepithel
<i>k₁</i> Kerne des äußeren Epithels	<i>utepr</i> Uterusepithelreste
<i>kbl</i> Keimzellenballen im Miracidium	<i>vd</i> Vas deferens
	<i>vdep</i> Epithel im Vas deferens
	<i>vk</i> Verschlusskerne des Saugnapfes

Tafel XIV.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Keimballen, der neben einem inneren (späteren Darm-) Lumen das äußere Epithel mit 2 Kernen (k_1) zeigt. Auch die Anlage des Acroganglions (na) in Verbindung mit dem Ektoderm ist sichtbar. Hämatox.-Rubin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 2. Längsschnitt durch das jüngste Stadium der Saugnapf-anlage. Der Saugnapf grenzt sich gegen das übrige Gewebe ab und zeigt im zukünftigen Lumen helle Epithelkerne ($epks$). Hämatox.-Rubin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 3. Längsschnitt wie in Fig. 2 (etwas älteres Stadium). Das Lumen schon in Ausbildung begriffen. Hämatox.-Rubin. Apochromat 4,0 mm, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 4. Längsschnitt durch ein junges Cercariaeum. Das Epithel im Saugnapf degeneriert; nur der Verschlusskern (vk) ist noch vorhanden. Hämatox.-Rubin. Apochromat 4,0 mm, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 5. Frontalschnitt durch ein junges Cercariaeum. Mund-saugnapf dorsal angeschnitten, so daß zu beiden Seiten die Anlage des Acroganglions zu bemerken ist. Pharyngealtasche und Pharynx werden noch vom Epithel ausgefüllt. Solide, deutlich abgegrenzte Darmanlage in 2 Zapfen, deren Zellen größer sind als die des umgebenden Parenchyms und hier schon hell und blasig aufgetrieben erscheinen. Hämatox.-Eisenalaun (HEIDENH.). Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 6. Totalpräparat eines Miracidiums (Flächenansicht). Ein deutliches, kernhaltiges Ektoderm vorhanden und 7 große Germinalzellenhaufen. (Die gegebene Anordnung derselben ist typisch.) Deutliche Flimmerung. Borax-Karmin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 12, Zeiß.

Fig. 7. Totalpräparat eines Miracidiums (Seitenansicht). Das Miracidium ist calottenförmig mit etwas aufgebogenen Rändern. Das Uebrige wie in Fig. 21. Borax-Karmin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 12, Zeiß.

Tafel XV.

Fig. 8. Längsschnitt durch ein Cercariaeum (etwas älter als in Fig. 4). In der Pharyngealtasche und Pharynx ist ein Epithel vorhanden, das in der Pharyngealtasche schon die Anzeichen beginnender Degeneration aufweist. Hämatox.-Rubin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein Cercariaeum (etwas älter als in Fig. 8). Das Lumen im Saugnapf schon vollständig vorhanden. In der Pharyngealtasche ist das Epithel auch bereits degeneriert. Im Pharynx noch ein Epithel vorhanden. Das Darmlumen (da) bildet sich weiter aus. HEIDENH. Eisenhämatox.-Rubin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 10. Etwas lateraler Längsschnitt durch ein ausgewachsenes Cercariaeum, so daß der eine Darmschenkel wiederholt getroffen ist. Es zeigt sich als Rest des alten Epithels noch eine zarte

Schicht mit Kernresten (k_1). Dann folgt die dicke Cuticula (*cut*), die von submuskulär liegenden Zellen (*cz*) abgesondert wird. Eine Subcuticularis (*subc*) ist vorhanden. Da die Figur die Dorsalhälfte des Schnittes zeigt, sind auch viele Konkreme (con) sichtbar. Am Vorderteil des Darmes Speicheldrüsen (*spdr*). Exkretionsröhren mit Epithel (*exsa*) häufig getroffen, ebenso Darm (*dep*) und Dotterstockfollikel (*do*). Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 11. Mundsaugnapf von *Cercariaeum* quer. Unter der Cuticula (*cut*) zwischen den Muskelbündeln (mit ihren tangential liegenden [*my*] Myoblasten) die absondernden Zellen (*cz*). Zwischen den Muskelbündeln unter der Cuticula treten Sinneskölbchen auf (*sk*), die Fortsätze zu tiefer liegenden Nervenzellen zeigen. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 12. Teil eines Schnittes durch erwachsenes *Cercariaeum*, um den Habitus des Parenchyms in der mittleren Körperregion zu zeigen. Viele multipolare Parenchymzellen und große Intercellularräume. Borax-Karmin-Indigkarmin-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 13. Teil eines Schnittes der Dorsalregion von *Cercariaeum*, um die konkrementhaltigen Zellen (*con*) in ihrer Lage zur Cuticula und den sie absondernden Zellen zu zeigen. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 14. Querschnitt durch den Uterus eines noch nicht erwachsenen *Cercariaeums*. Neben jugendlichen, noch nicht ausgebildeten Drüsenzellen (*utdr*) im Parenchym ist ein ausgeprägtes Epithel (*utep*) im Uterus vorhanden. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 15. Querschnitt durch den Uterus eines etwas älteren (als in Fig. 14) *Cercariaeums*. Beginn der Absonderung einer Cuticula (*cut*), zu gleicher Zeit Degeneration des alten Uterusepithels (*utep*), wo sich neben degenerierendem Plasma noch helle Kerne zeigen. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 16. Querschnitt durch den Uterus eines völlig erwachsenen *Cercariaeums*. Hier ist eine dicke, mächtige Cuticula (*cut*) vorhanden. Vom ehemaligen Epithel nichts mehr zu beobachten. Dagegen starke Ausbildung der die Cuticularsubstanz absondernden Zellen (*cz*), analog denen unter der Körpercuteicula (Taf. II, Fig. 10). Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 17. Längsschnitt durch ein junges *Cercariaeum*. Verschiedene Uterusquerschnitte mit Epithel und Längsschnitte durch Exkretionssammelröhren. (In Fig. 14 sind die Uterusquerschnitte vergrößert gezeichnet.) Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Apochromat 4,0 mm, Ok. 4, Zeiß.

Fig. 18. Längsschnitt durch die Exkretionsblase mit Porus von *Cercariaeum*. Die Cuticula (*cut*) kleidet die Blase aus und wird von absondernden Zellen (*cz*) begleitet. Im oberen Teile der

Blase wird die Cuticula abgelöst durch das Epithel der Sammelröhren (*ex sa ep*), und die absondernden Zellen (*cz*) fehlen jetzt. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 19. Längsschnitt durch den Cirrusbeutel eines fast erwachsenen *Cercariaeums*. Cuticula und Drüsenzellen mächtig entwickelt. In der Cuticula des Cirrusbeutels noch ein Kern (k_1) vorhanden. Das Vas deferens (*vd*) zeigt zeitlebens das Epithel. Es ist am Cirrusbeutel kurz vor der Einmündung am Genitalporus quer getroffen und würde hinter dem Cirrusbeutel weiter gehen, zu dem auf der anderen Seite liegenden Längsschnitt (vergl. Textfigur 2 *vd*). Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 20. Längsschnitt durch den LAURER-Kanal eines erwachsenen *Cercariaeums*. Vollständige Cuticula (*cut*) mit den zugehörigen Drüsenzellen (*cz*) vorhanden. Die Oeffnung nach außen findet sich erst auf dem nächsten Schnitt, der aber das Lumen des Kanals der starken Windungen wegen nicht mehr zeigt. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 21. Konkrementhaltige Zellen aus der dorsalen Körperregion in drei Entwicklungsstadien. Zuerst Nucleus und Konkrement gleich groß, dann letzteres immer größer werdend und den degenerierenden Nucleus zur Seite schiebend. Borax-Karmin-Indigkarmin-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 12, Zeiß.

Fig. 22. Dasselbe wie in Fig. 21. Zwei bis drei Konkremente in einer Zelle zeigend. Borax-Karmin-Indigkarmin-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 12, Zeiß.

Ant. Reichenow, Uebersicht der auf der deutschen Tiefsee-Expedition gesammelten Vögel. Mit 2 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 M.
Bruno Jurich, Die Stomatopoden der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 6 Tafeln. Preis: 13 M.

Bd. VIII, Lief. I.

Joh. Thiele, Die Leptostraken. Mit 4 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 8 M. 50 Pf.

Bd. IX, Lief. I.

Johannes Meisenheimer, Pteropoda. Mit 27 Tafeln, 9 Karten und 35 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 120 M., Vorzugspreis: 100 M.

Bd. X, Lief. I u. II.

Kapitän W. Sachse, Das Wiederauffinden der Bouvet-Insel durch die deutsche Tiefsee-Expedition. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 18 M., Vorzugspreis: 16 M.

F. Zirkel und R. Reinisch, Petrographie. I. Untersuchung des vor Enderby-Land gedredhten Gesteinsmaterials. Mit 1 Tafel und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 M., Vorzugspreis: 2 M. 50 Pf.

Bd. XI, Lief. I.

Franz Eilhard Schulze, Die Xenophyophoren, eine besondere Gruppe der Rhizopoden. Mit 8 Tafeln. Einzelpreis: 20 M., Vorzugspreis: 16 M. 50 Pf.

Bd. XII, Lief. I—III.

Richard Goldschmidt, Amphioxides. Mit 10 Tafeln und 9 Abbildungen. Einzelpreis: 30 M., Vorzugspreis: 25 M. 50 Pf.

Dr. Günther Neumann, Doliohum. Mit 15 Tafeln und 20 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 40 M., Vorzugspreis: 32 M., 50 Pf.

Dr. C. Apstein, Salpen der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 7 Tafeln und 15 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 18 M., Vorzugspreis: 14 Mark.

Ueber die Biologie in Jena während des 19. Jahrhunderts. Vortrag gehalten in der Sitzung der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft am 17. Juni 1904. Von Dr. **Ernst Haeckel**, Prof. an der Universität in Jena. Preis: 50 Pf.

Beiträge zur einer Trophocöltheorie. Betrachtungen und Suggestionen über die phylogenetische Ableitung der Blut- und Lymphbehälter, insbesondere der Articulaten. Mit einem einleitenden Abschnitt über die Abstammung der Anneliden. Von Dr. **Arnold Lang**, Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie a. d. Univ. und am Eidg. Polytechnikum in Zürich. Mit 6 Tafeln und 10 Textfiguren. Preis: 16 Mark.

Die Inlandstämme der Malayischen Halbinsel. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise durch die vereinigten Malayischen Staaten. Von Dr. **Rudolf Martin**, a. o. Professor der Anthropologie und Direktor des anthropologischen Institutes der Universität Zürich. Mit 137 Textabbildungen, 26 Tafeln und 1 Karte. Preis: 60 Mark.

Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (*Lacerta agilis*). Von Dr. **Karl Peter** in Breslau (jetzt Professor in Greifswald). Mit 4 Tafeln und 14 Figuren im Text. 1904. (Bildet zugleich Heft IV der „Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere“, herausgegeben von Prof. Dr. F. Keibel, Freiburg i. Br. 1904. Preis: 25 Mark.

Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Pelias berus* Merr.) Teil I: Die Entwicklung vom Auftreten der ersten Furche bis zum Schlusse des Amnios. Bearbeitet von Dr. med. **Emil Ballowitz**, a. o. Professor der Anatomie und Prosektor am anatomischen Institut der Universität Greifswald. Mit 10 lithographischen Tafeln und 59 Textfiguren. 1904. Preis: 40 Mark.

Untersuchungen zur vergleichenden Muskellehre der Wirbeltiere.

**Die Musculi serrati postici der Säugetiere
und ihre Phylogenese.**

Von

Dr. F. Maurer,

o. Professor der Anatomie und Direktor der Anatomischen Anstalt in Jena.

Mit 4 Tafeln und 28 Figuren im Text.

Preis: 20 Mark.

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Für Studierende bearbeitet

von

Dr. Robert Wiedersheim,

o. ö. Prof. der Anatomie, Direktor des anatomischen Instituts der Univ. Freiburg i. B.

**Sechste, vielfach umgearbeitete und stark vermehrte Auflage
des „Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbeltiere“.**

Mit 1 lithographischen Tafel und 416 Textabbildungen in 814 Einzeldarstellungen.

Preis: brosch. 17 Mark 50 Pf., geb. 20 Mark.

Allgemeine Biologie.

Zweite Auflage des Lehrbuchs

„Die Zelle und die Gewebe“.

Von

Prof. Dr. Oscar Hertwig,

Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin.

Mit 371 Abbildungen im Text. — Preis: 15 Mark, geb. 17 Mark.

Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere.

Ein Lehrbuch für Morphologen, Physiologen,
praktische Aerzte und Studierende.

===== I. Teil: =====

Allgemeine Missbildungslehre (Teratologie).

Eine Einführung in das Studium der abnormen Entwicklung.

Von

Dr. Ernst Schwalbe,

a. o. Prof. der allgem. Pathologie und pathol. Anatomie an der Univ. Heidelberg.

Mit 1 Tafel und 165 Abbildungen im Text.

Preis: 6 Mark.

6692.
Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Einundvierzigster Band.

Neue Folge, Vierunddreissigster Band.

Drittes Heft.

Mit 8 Tafeln, 20 Figuren, 9 Kurven und 2 Zeichnungen im Text.

Inhalt.

KANNGIESSER, FRIEDERICH, Einiges über Alter und Dickenwachstum von Jenenser Kalksträuchern. Mit 9 Kurven und 2 anatomischen Zeichnungen.

BONNEVIE, KRISTINE, Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Hierzu Tafel XVI—XXIII und 10 Figuren im Text.

FRANZ, V., Beobachtungen am lebenden Selachierauge. Mit 10 Figuren im Text.

Preis: 20 Mark.

J^t J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer.

1906.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898—1899. Im Auftrage des Reichsamtes des Innern herausgeg. von **Carl Chun**, Professor d. Zoologie in Leipzig, Leiter der Expedition
Bisher erschienen:

Bd. I.

Dr. Gerhard Schott, Ozeanographie und maritime Meteorologie. Im Auftrage des Reichs-Marineamts bearbeitet. Mit einem Atlas von 40 Tafeln (Karten, Profilen, Maschinenzeichnungen u. s. w.), 26 Tafeln (Temperatur-Diagrammen) und 35 Figuren im Text. Preis für Text und Atlas 120 Mark.

Bd II, 1. Teil, Lief I.

H. Schenck, I. Vergleichende Darstellung der Pflanzengeographie der subantarktischen Inseln, insbesondere über Flora und Vegetation von Kerguelen. Mit Einfügung hinterlassener Schriften A. F. W. Schimpers. Mit 11 Tafeln und 33 Abbildungen im Text. II. Ueber Flora und Vegetation von St. Paul und Neu-Amsterdam. Mit Einfügung hinterlassener Berichte A. F. W. Schimpers. Mit 5 Tafeln und 14 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 50 M., Vorzugspreis: 40 M.

Bd. III.

Prof. Dr. Ernst Vanhöffen, Die acraspeden Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel I—VIII. — Die craspedoten Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. I. Trachymedusen. Mit Tafel IX—XII. Einzelpreis: 32,— M., Vorzugspreis für Abnehmer des ganzen Werkes 25,— M.

Dr. phil. L. S. Schultze, Die Antipatharien der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel XIII u. XIV und 4 Abbild. im Text. Einzelpreis: 5,— M., Vorzugspreis: 4,— M.

Dr. phil. Paul Schacht, Beiträge zur Kenntniss der auf den Seychellen lebenden Elefanten-Schildkröten. Mit Tafel XV—XXI. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 13,— M.

Dr. W. Michaelsen, Die Oligochäten der deutschen Tiefsee-Expedition nebst Erörterung der Terricolenfauna oceanischer Inseln, insbesondere der Inseln des subantarktischen Meeres. Mit Tafel XXII und 1 geographischen Skizze. Einzelpreis: 4,— M., Vorzugspreis: 3,50 M.

Joh. Thiele, *Proneomenia Valdiviae* n. sp. Mit Tafel XXIII. Einzelpreis: 3,— M., Vorzugspreis: 2,50 M.

K. Möbius, Die Pantopoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel XXIV—XXX. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 12,50 M.

Günther Enderlein, Die Landarthropoden der von der Tiefsee-Expedition besuchten antarktischen Inseln. I. Die Insekten und Arachnoiden der Kerguelen. II. Die Landarthropoden der antarktischen Inseln St. Paul und Neu-Amsterdam. Mit 10 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 17 M., Vorzugspreis: 15 M.

Bd. IV.

Prof. Fr. E. Schulze, Hexactinellidae. Mit einem Atlas von 52 Tafeln. Preis: 120 Mark.

Bd. V, Lief. 1.

Johannes Wagner, Anatomie des *Palaeopneustes niasicus*. Mit 8 Tafeln und 8 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 20,— M., Vorzugspreis: 17 Mark.

Bd. VI.

Franz Doflein, Brachyura. Mit 58 Tafeln, 1 Texttafel und 68 Figuren und Karten im Text. Preis: 120 Mark.

Bd. VII.

v. Martens und Thiele, Die beschaltten Gastropoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. A. Systematisch-geographischer Teil. Von Prof. v. Martens. B. Anatomisch-systematische Untersuchungen einiger Gastropoden. Von Joh. Thiele. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 32 M., Vorzugspreis: 26 M.

Dr. W. Michaelsen, Die stolidobranchiaten Ascidien der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit Tafel X—XIII. Einzelpreis: 13,— M., Vorzugspreis: 11,— M.

Dr. Emil von Marenzeller, Steinkorallen. Mit 5 Tafeln. Einzelpreis: 16 M., Vorzugspreis: 12 M.

Franz Ulrich, Zur Kenntniss der Luftsäcke bei *Diomedea exulans* und *Diomedea fuliginosa*. Mit Tafel XIX—XXII. Einzelpreis: 9,— M., Vorzugspreis: 7,50 M.

Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.

Untersuchungen über Keimzellen.

I. Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*.

Von

Kristine Bonnevie, Christiania.

Hierzu Tafel XVI—XXIII und 10 Figuren im Text.

Einleitung.

Als ich vor 6 Jahren die Anatomie und Entwicklung des eigentümlichen Parasiten *Enteroxenos östergreni* untersuchte, war es mir schon auffallend, wie günstig bei diesem Tier die Verhältnisse für eine Verfolgung der verschiedenen Stadien der Keimzellenentwicklung liegen.

Das ganze Tier ist sozusagen nur als ein hermaphroditer Generationsapparat zu betrachten. Während die Form und Größe des Individuums von der Entwicklung der Generationsorgane völlig abhängig ist, sind die übrigen Organe stark reduziert worden; und in der Tat sind nur noch solche Teile des Tieres vorhanden, die für die Generationsorgane und für die Entwicklung der Brut von direkter Bedeutung zu sein scheinen.

Das Tier ist wurmförmig und hat in seinem Inneren eine geräumige Zentralthöhle, die als Brutraum dient; es bietet sich daher hier eine Gelegenheit, durch Untersuchung verschiedener Stadien nicht nur die Entwicklung der Generationsorgane und der Keimzellen, sondern auch die Reifung und Befruchtung der Eier und die ganze Larvenentwicklung zu verfolgen.

Bei meiner ersten Untersuchung des *Enteroxenos* war jedoch mein Ziel ein anderes; und nur nebenbei habe ich damals (1902a) die Entwicklung der Generationsorgane berücksichtigt. Erst später, im Herbst 1902, habe ich die neue Untersuchungsreihe angefangen, deren Resultate in der folgenden Arbeit niedergelegt werden sollen.

Zuerst beabsichtigte ich, wenn möglich, den ganzen Lebenscyklus der Keimzellen bei *Enteroxenos* klarzulegen — die Entwicklung der Eier und der Spermien, die Reifung und Befruchtung der Eier — die Furchung so weit, bis der Ursprung der Urgenerationszellen deutlich erkannt werden könnte — und endlich das weitere Schicksal der letzteren bis zur Anlage der Keimdrüsen der nächstfolgenden Generation.

Verschiedene Umstände haben jedoch bewirkt, daß eine Begrenzung der Aufgabe notwendig wurde.

Teils hat es sich gezeigt, daß mein Material für die Beantwortung gewisser Fragen nicht besonders günstig — ja sogar sehr ungünstig — war. Zwei Nachteile des Materials möchte ich in dieser Verbindung besonders erwähnen, nämlich erstens den großen Dotterreichtum der Eier, der eine Verfolgung der Spermien innerhalb der Eier in hohem Grade erschwert, und zweitens die Kleinheit der Hodenanlage und die daraus folgende geringe Menge der männlichen Keimzellen bei jedem Individuum; durch dieselbe wurde eine genügende Untersuchung von lebendem Material sehr erschwert.

Teils sind mir auch — trotzdem für diese Untersuchung mehr als 300 Individuen eingesammelt wurden — einzelne Stadien noch unbekannt geblieben, so z. B. die ersten Stadien nach der Befruchtung der Eier.

Und endlich ergaben andererseits einzelne Abschnitte meiner Untersuchung so vieles von Interesse, daß ich es zuletzt vorgezogen habe, weitere Fragen vorläufig unberücksichtigt zu lassen, um erst bei einer späteren Gelegenheit auf dieselben zurückzukommen.

Die vorliegende Arbeit wird bei der eben erwähnten Begrenzung folgende Abschnitte umfassen:

Einleitung.

Material und Technik.

Abschnitt A: Entwicklung der Generationsorgane.

Ovarium.

Hoden.

Besprechung der Resultate.

Abschnitt B: Die Keimzellen.

Kap. I: Vermehrungsperiode.

Oogonien.

Spermatogonien.

Kap. II: Synapsis und Wachstum.

Oocyten I.

Spermatocyten I.

Besprechung der Resultate.

Kap. III: Reifungsteilungen.

A. Auflösung des Wachstums-kernes.

B. Achromatische Bestandteile der Teilungsfiguren.

Beschreibender Teil.

Oocyten; Entstehung der Furchungsspindel.

Spermatocyten.

Besprechender Teil.

Corpuscule central—Centrosom—Centriol.

Mechanik der Teilung.

C. Chromatindiminution.

D. Verhalten der Chromosomen.

E. Verhältnis zwischen Chromosomen und Nukleolen.

Kap. IV: Umbildung der Spermatiden in Spermien.

Literaturverzeichnis.

Tafelerklärung.

Bei der Besprechung meiner Resultate werde ich wohl kaum eine Frage berühren können, die nicht schon früher von anderen Autoren an ähnlichen Objekten erörtert worden ist.

Nachdem von MARK (1881) der Grund zu einer genaueren Kenntnis der Vorgänge bei der Reifung und Befruchtung der Molluskeneier gelegt wurde, sind die einzelnen Fragen dieser Vorgänge später von einer Reihe jüngerer Forscher erörtert worden. So wurde von GARNAULT (1888—89) die Befruchtung bei *Helix* und *Arion* untersucht, von BOVERI (1890) die Reifungsteilungen bei *Carinaria*, von KOSTANECKI und WIERZEISKI (1896) das Verhalten der achromatischen Bestandteile bei *Physa*, von MAC FARLAND (1897) das Verhalten der Centrosomen bei *Dialula*, von LINVILLE (1900) die Reifung und Befruchtung bei Pulmonaten, von LILLIE (1898, 1901) das Verhalten der Eier bei Unioniden, und endlich von CONKLIN (1902) nebst eigenen Beobachtungen über *Crepidula* auch eine Zusammenfassung der vorliegenden Befunde über Reifung, Befruchtung und Furchung bei Gastropoden gegeben.

Viele Forscher haben auch die männlichen Keimzellen zum Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht, und die Genese derselben ist in einer Reihe Arbeiten von M. v. BRUNN (1884),

PLATNER (1885—1889), PRENANT (1888), AUERBACH (1896), BOLLES LEE (1897), PROWAZEK (1901—1902), MEVES (1900, 1902) u. a. behandelt worden.

So viele eingehende Beobachtungen auch in diesen Arbeiten niedergelegt worden sind, so läßt sich doch nur sehr mangelhaft auf Grundlage derselben ein Totalbild des Verhaltens der Keimzellen bei Mollusken aufbauen. Teils sind zwischen den schon bearbeiteten Gebieten Lücken geblieben, die noch nicht überbrückt worden sind; teils bestehen auch zwischen den verschiedenen Angaben scharfe Gegensätze.

Ein solches Totalbild von dem Verhalten der Keimzellen bei einer einzelnen Art darzustellen, hatte ich mir als Ziel meiner Arbeit gestellt; und ich habe daher, soweit möglich, alle Stadien derselben in meine Untersuchung hineingezogen, auch wenn einzelne derselben schon durch frühere Untersuchungen an anderen Arten genügend klargelegt scheinen könnten.

Einige Berührungspunkte meiner Resultate mit denen anderer Autoren werden am Ende der betreffenden Kapitel näher besprochen werden.

Material und Technik.

Enteroxenos östergreni lebt, wie ich schon früher (1902) beschrieben habe, als Schmarotzer an der Darmwand einer Holothurie, *Stichopus tremulus*. Während meines Aufenthaltes an der biologischen Station zu Dröbak in den 3 letzten Sommern ist mir, durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Dr. K. E. SCHREINER, eine große Anzahl solcher Holothurien zur Verfügung gestellt worden, in welchen ich im ganzen mehr als 300 Individuen von *Enteroxenos* gefunden habe.

Als Fixationsmittel wurden zuerst Sublimat-Eisessig, Pikrinsäure-Sublimat und Pikrin-Essigsäure benutzt. Es zeigte sich jedoch bald, daß die Resultate dieser Methoden nicht befriedigend waren; und in den letzten Jahren habe ich ausschließlich mit Material gearbeitet, das in ZENKERS, HERMANNs und zum Teil auch FLEMMINGS Flüssigkeiten fixiert worden war.

Die jüngsten Individuen wurden mit dem Darmstücke des Wirtes, auf welchem sie befestigt waren, in toto fixiert. Die

größeren dagegen wurden meistens in zwei Hälften geteilt, von denen die eine in ZENKERScher, die andere in HERMANNScher Flüssigkeit fixiert wurde.

Bezüglich der Wirkungsweise dieser beiden Fixationsflüssigkeiten möchte ich schon hier einige Bemerkungen machen.

Die Kontraktion der Zellen ist nach Behandlung mit ZENKERS Flüssigkeit etwas — wenn auch ganz unerheblich — stärker als nach HERMANN-Fixation. Die Chromosomen zeigen sich etwas schärfer konturiert, und da das Färbungsvermögen derselben bedeutend größer ist als nach Behandlung mit Osmiumgemischen, geben die ZENKER-Präparate Bilder, die an Schärfe nichts zu wünschen übrig lassen, die aber von den wahren Verhältnissen wohl etwas weiter entfernt sind als die entsprechenden Bilder der HERMANN-Präparate.

Uebrigens habe ich auch gefunden, daß die Ovarien sich bei der Fixation anders verhalten als die Hoden, was wohl in ihrer sehr verschiedenen Konsistenz eine Erklärung finden mag. Die Hoden sind dünnwandige Blasen, in welchen die Keimzellen zerstreut sich vorfinden; das Ovarium ist dagegen auf jungen Stadien ganz kompakt mit dicht gedrängten Oocyten.

Für das Ovarium hat sich, auf allen Stadien seiner Entwicklung, die Fixation mit ZENKERScher Flüssigkeit als die günstigste erwiesen. Nach Behandlung mit Osmiumgemischen werden nämlich die mit Dotterkörnchen beladenen Eier so hart und brüchig, daß es mir nie gelungen ist, gute Schnittserien von solchem Material zu bekommen; auch läßt sich dasselbe nur sehr schwierig mit Eisenhämatoxylin färben.

Die Hoden dagegen verhalten sich anders. Nach ZENKER-Fixation bekommt man zwar sehr schöne und distinkte Bilder der mehr „robusten“ Stadien der Keimzellen, wo das Chromatin in dicken Fädchen angeordnet ist, oder wo die Chromosomen schon gebildet sind. Andere Stadien können aber diese Behandlung nicht ertragen; die feine, netzförmige Verteilung der zarten Chromatinfäden der jungen Spermatocyten verliert nach ZENKER-Behandlung völlig ihren Charakter, indem das Chromatin an der einen Seite des Kernes dicht zusammengeballt wird. Auch die heranreifenden Spermien können die ZENKER-Behandlung nur schwer ertragen; ihr Kopf wird stark kontrahiert und das Perforatorium oft völlig deformiert, während sie nach Fixation mit HERMANNS Flüssigkeit ein dem der lebenden Spermien sehr

ähnliches Aussehen haben. Ueberhaupt lassen sich bei *Enteroxenos* durch das letztere Fixationsmittel von allen Stadien der männlichen Keimzellen gute Bilder erreichen; nur darf die Einwirkung der HERMANNSchen Flüssigkeit kaum mehr als 4 Stunden dauern.

Gefärbt wurde hauptsächlich nach HEIDENHAINS Eisenalaun-Hämatoxylinmethode; und alle Zeichnungen wurden nach Präparaten ausgeführt, die in dieser Weise behandelt waren. Nur als Kontrolle wurden in der Regel von jeder Serie ein paar Präparate in anderer Weise gefärbt. Spezielle Färbungen für ein Studium der Nukleolen, Mitochondrien oder Dotterkörnchen wurden nicht vorgenommen, da ich in dieser Arbeit dieselben nur nebenbei behandeln werde.

Alle Zeichnungen wurden mit der größten Sorgfalt ausgeführt, und eine Schematisierung ist auf keinem Punkte angestrebt worden. Doch war es mir in vielen Fällen nicht möglich, von den feinsten Kernstrukturen ein ganz getreues Bild zu geben; die Zeichnungen sind daher zuweilen etwas zu hart ausgefallen.

Abschnitt A.

Entwicklung der Generationsorgane.

Ehe ich zu der Beschreibung der Entwicklung der Generationsorgane übergehe, möchte ich, um die Orientierung zu erleichtern, zuerst eine Uebersicht über den Bau eines geschlechtsreifen Individuums von *Enteroxenos* geben, indem ich aus meiner früheren Beschreibung (1902) einzelne Abschnitte und eine schematische Abbildung (Textfig. A) entnehme:

„Die eben geschlechtsreifen Individuen besitzen eine Länge von 6—8 cm, bei einem durchschnittlichen Querschnitt von 4 bis 5 mm. Die Oberfläche ist glatt, der Körper cylindrisch ohne wesentliche Unregelmäßigkeiten; sein freies Ende ist gleichförmig abgerundet, während am anderen Ende das Tier durch einen dünnen, 1—2 mm langen Stiel an den Darm der Holothurie befestigt ist.“

„Im Inneren des Tieres findet man ein großes Lumen, die ‚Zentralhöhle‘ (*C.h.*), welches sich vom distalen, abgerundeten Ende des Tieres an proximalwärts bis in die Nähe der Festheftungsstelle erstreckt. Der proximale Teil des Parasiten wird

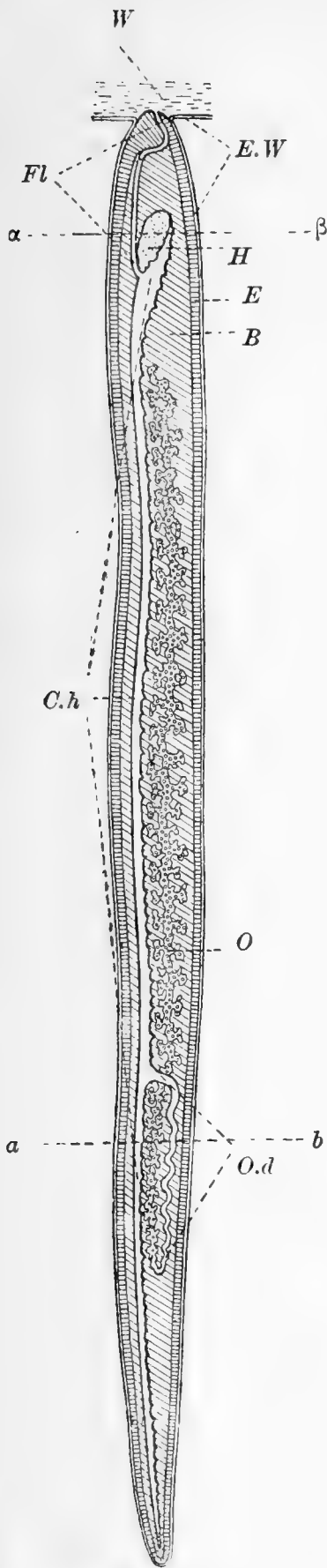


Fig. Aa.

von einem engen — exzentrisch, aber parallel zur Längsachse verlaufenden — „Flimmerkanal“ (*Fl*) durchzogen; derselbe mündet am proximalen Ende des Tieres an der Oberfläche und öffnet sich auf der anderen Seite in die Zentralhöhle“ (Textfig. A).

Außer den schon erwähnten Teilen sind bei *Enteroxenos* keine anderen Organe nachweisbar als der hermaphroditische Generationsapparat.

„Das Ovarium (*O*) besteht aus einem langen Rohr, welches sich in vielfachen Krümmungen, überall mit kurzen Ausbuchtungen versehen, auf der einen Seite des Tieres zwischen der Zentralhöhle und der äußeren Wand ausbreitet. Das Rohr, welches proximalwärts blind endigt, ist am distalen Ende U-förmig umgebogen, und der wieder proximalwärts verlaufende kürzere Zweig des Rohres (*O.d*) mündet etwa an der Grenze des distalen Drittels des Individuums in die Zentralhöhle hinein.“

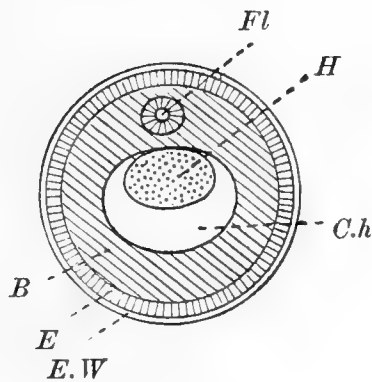


Fig. Ab.

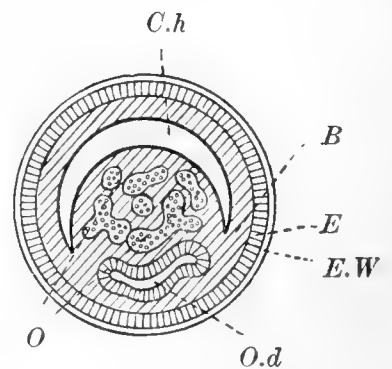


Fig. Ac.

Fig. Aa—c. a Schematischer Längsschnitt durch ein Individuum von 40 mm Länge. b Querschnitt durch den proximalen Teil (α — β Fig. Aa). c Querschnitt durch den distalen Teil (a — b Fig. Aa). *B* Bindegewebe, *C.h* Zentralhöhle, *E* Epithel, *E.W* Endothel des Wirtes, *Fl* Flimmerkanal, *H* Hoden, *O* Ovarium, *O.d* Ovidukt, *W* Darmwand des Wirtes.

„Die blasenförmigen Hoden (*H*) befinden sich im proximalen Teil der Zentralhöhle. Die Länge der Hodenanlage beträgt 2—3 mm, und sie ist von einer außerordentlich dünnen und weichen Haut umgeben, an welcher keine Oeffnung sichtbar ist.“

Das Ovarium.

Schon auf dem ersten bekannten Stadium des parasitischen Lebens des *Enteroxenos* ließ sich auch die erste Anlage des Ovariums erkennen (BONNEVIE 1902a). Das Tier wird auf diesem Stadium durch ein kleines kugeliges Gebilde repräsentiert, das im Bindegewebe der Holothuriendarmwand völlig eingebettet liegt. Es ist aus zwei konzentrischen Zellenlagen aufgebaut, die ihre Basalflächen einander zukehren, und zwischen denen noch einzelne mit amöboiden Fortsätzen versehene Zellen zerstreut gefunden werden.

Aus der äußeren Zellschicht bildet sich die Haut des Tieres, aus der inneren die Wand der Zentralhöhle und auf Grundlage der zwischen beiden liegenden losen Zellen entwickelt sich ein eigentümliches, sehr lockeres Bindegewebe und, wie unten beschrieben werden soll, auch die wesentlichen Bestandteile der Generationsorgane.

Eine kleine Anzahl dieser Zellen läßt sich schon auf dem kugeligen Stadium des Tieres zu einer Gruppe vereinigt finden, und aus dieser Zellengruppe geht das Ovarium hervor.

Mit dem Längenwachstum des Tieres parallel wächst auch die zuerst kugelige Ovarialanlage zu einem Rohr aus, das in seiner ganzen Länge der Zentralhöhlenwand dicht anliegt.

Eine Ausführöffnung vom Ovarium in die Zentralhöhle kam schon bei Tieren von 1 mm Länge zum Vorschein, indem nahe dem distalen Ende ein Durchbruch zwischen der Zentralhöhlenwand auf der einen Seite und der Wand des Ovariums auf der anderen geschah.

Durch ungleiches Wachstum wird auf den folgenden Stadien der distale Teil des Ovariums stärker entwickelt als der proximale; und bei Individuen von 10—12 mm Länge hat das Ovarium ein Aussehen, wie es in Fig. 1, Taf. XVI gezeigt worden ist.

Die Anlage besteht noch auf diesem Stadium wesentlich aus einem der Länge des Tieres nach verlaufenden Rohr (*Ov*), am proximalen Ende blind geschlossen, am distalen aber U-förmig umgebogen; die eben besprochene Ausführöffnung in die Zentral-

höhle (*U.m*), die zuerst am distalen Ende des Ovariums angelegt wurde, scheint jetzt durch das starke Längenwachstum des distalen Teiles der Anlage weiter proximalwärts verlagert.

Aus dem proximalen Teil dieses Rohres wachsen, der Zentralthöhlenwand zu gerichtet, zahlreiche kurze Seitenzweige hervor, die zum Teil auch unter sich verbunden sind, so daß hier ein grobmaschiges Netzwerk entsteht. Ungefähr auf der Höhe der Ausführöffnung wächst auch aus dem langen Schenkel des U-förmig gebogenen Rohres ein mächtiger Zweig in distaler Richtung hervor. Dieser verzweigt sich wieder (* der Fig. 1) und tritt später mit dem distalen Teile des Hauptrohres in direkte Verbindung.

Während des weiteren Wachstums des Tieres bleibt jetzt wieder der distale Teil der Ovarialanlage hinter dem proximalen zurück; und bei einem Tier von 27 mm Länge (Fig. 2) ist die Ausführöffnung etwa an der Grenze des distalen Drittels der Ovarialanlage zu suchen — ein Verhältnis, das während der weiteren Entwicklung des Tieres bestehen bleibt.

Noch auf diesem Stadium läßt sich das längs verlaufende Rohr des Ovariums von den peripheren Teilen desselben sehr wohl unterscheiden, aber die Verzweigungen sind jetzt viel reicher entwickelt, ihr Lumen ist größer geworden und die Anastomosen zahlreicher. Es zeigen sich jetzt auch an den mehr distal gelegenen Teilen des Rohres seitliche Ausbuchtungen.

Wie ich schon in meiner früheren Arbeit beschrieben habe, ist gleichzeitig mit der äußeren Ausformung der Ovarialanlage auch eine histologische Differenzierung derselben vor sich gegangen, und es läßt sich schon früh das eigentliche Ovarium von dem Ausführgang unterscheiden. — Zum Ovarium gehört der lange, distalwärts verlaufende, jetzt reich verzweigte Schenkel des ursprünglichen Rohres. Diesem folgt vor der Umbiegungsstelle des Rohres ein Teil, dessen Wände mit hohem Flimmerepithel ausgekleidet sind, und den ich als Ovidukt bezeichnen möchte, im Gegensatz zum letzten, proximalwärts verlaufenden Teil des Rohres, der dann als ein Uterus zu betrachten wäre. — Dieser Teil zeigt einen auf späteren Stadien immer stärker geschlängelten Verlauf; seine Wände werden von einem hohen Cylinderepithel gebildet, ohne Flimmerbedeckung, aber mit zahlreichen Becherzellen, die bei der Geschlechtsreife in Tätigkeit treten. — Die Mündung des Uterus in die Zentralthöhle ist aber wieder von einem dichten Flimmerepithel umgeben, das

sich sowohl in die Röhre hinein, als auch ein Stück an der Wand der Zentralhöhle entlang erstreckt.

Die Entwicklung des Ovariums steht mit derjenigen der weiblichen Keimzellen in engstem Zusammenhang, wie aus einer Betrachtung der Fig. 3—5, welche die in gleichem Maßstabe ausgeführten Längsschnitte von 3 verschiedenen Stadien des Ovariums darstellen, hervorgehen wird.

In Fig. 3 ist ein ganz junges Ovarium abgebildet, wie es bei Individuen von ca. 10 mm Länge gefunden wird. Sein Epithel ist noch einschichtig, aber mit zahlreichen Mitosen. Eine Trennung in vegetative und generative Zellen dieses Ovariums läßt sich nicht durchführen, alle Zellen scheinen unter sich ganz gleichwertig und sind als Oogonien zu betrachten, wenn auch lange nicht alle sich später in Eier entwickeln. Es scheint aber dem Zufall ganz überlassen, welche derselben sich weiter entwickeln und welche zu Grunde gehen.

Fig. 4 zeigt einen Längsschnitt durch das Ovarium eines Individuums von ca. 20 mm Länge. Der Unterschied vom vorigen Stadium ist sehr auffallend. Anstatt des röhrenförmigen Ovariums der Fig. 3 liegt jetzt ein kompaktes vor, und beim ersten Anblick scheinen die Zellen, von denen die meisten junge Oocyten sind, ganz regellos untereinander zerstreut. Bei genauerer Untersuchung findet man jedoch auch hier einen Rest des früheren Lumens, das aber nur teilweise als offene Spalte sichtbar ist (* Fig. 4); sein Verlauf wird aber überall durch eine Reihe blasser Zellen mit ruhenden Kernen bezeichnet, die sich dicht um das stark verengerte Lumen herumlagern.

Die Mitosen, von denen hier doch relativ wenig vorkommen, sowie auch die verschiedenen Stadien der jungen Oocyten liegen alle unweit der Oberfläche des Ovariums, und bei genauerer Prüfung findet man diese Zellen noch an der Basalmembran der Ovarialwand ruhend und in derselben epithelialen Anordnung wie zuvor.

Es scheint also auf diesem Stadium eine Trennung der früher gleichwertigen Oogonien in zwei Gruppen durchgeführt zu sein: die epithelial geordneten Wandzellen des Ovariums, die in reger Entwicklung begriffen sind, und die blassen, ruhenden Zellen, die dessen Lumen umgeben.

Durch einen Vergleich mit späteren Entwicklungsstadien des Ovariums läßt sich ein Urteil über das weitere Schicksal dieser beiden Zellengruppen bilden. Man sieht hier im Ovarium wieder

ein deutliches Lumen; die Oocyten, die während der immer fortschreitenden Ansammlung von Dotterkörnchen mächtig ausgewachsen sind, berühren sämtlich mit ihrer unteren Fläche die gemeinsame Basalmembran, die sich um das ganze Ovarium herum ausbreitet. Die blassen Zellen der Fig. 4 sind jetzt verschwunden; nur stellenweise finden sich einige derselben den großen Oocyten dicht angelagert, zuweilen so dicht, daß man kaum entscheiden kann, ob sie außer- oder innerhalb der Membran der Oocyten ihre Lage haben.

Ich glaube daher, daß der morphologische Unterschied zwischen beiden Zellengruppen, der schon in Fig. 4 sichtbar war, auch als Ausdruck einer physiologischen Trennung derselben betrachtet werden muß, indem nämlich die bei der regen Zellteilung der Oogonien von der Basalmembran losgetrennten Zellen sich nicht weiterentwickeln, sondern nur als Nährmaterial für ihre günstiger situierten Schwesterzellen eine Verwendung finden.

Aber selbst auch diese vollenden nicht alle ihre Entwicklung. Es treten auf frühen Stadien viel mehr Zellen in Synapsis hinein, als ausgewachsene Oocyten im reifen Ovarium vorzufinden sind; und auf der anderen Seite findet man hier (Fig. 5) zwischen den mächtigen Oocyten zahlreiche kleine Zellen, deren Kerne auf dem charakteristischen Stadium stehen geblieben sind, das als eine Postsynapsis bezeichnet werden könnte.

Die letztere Tatsache ließe sich zwar auch in der Weise erklären, daß eine immer fortwährende Neubildung von Eiern vor sich ginge, und daß also die erwähnten Zellen der Fig. 5 eine neue Generation repräsentierten, die dann später ebenso mächtig auswachsen würde wie die jetzt schon dotterreichen Oocyten. Dies ist aber, wie ich glaube, nicht der Fall; schon auf dem in Fig. 4 dargestellten Stadium kommen Mitosen nur selten vor und auf späteren Stadien immer seltener, so daß an eine sekundär entstandene Oocytengeneration schon deswegen kaum zu denken wäre. Dann würde aber auch eine solche dem Tier nur wenig nützen. Die Larven werden, wie erwähnt, in der Zentralhöhle des Muttertieres entwickelt, und nur beim Zerreißen desselben werden sie frei; damit wären aber auch die Bedingungen für die Entwicklung einer zweiten Generation von Eiern auch nicht mehr da.

Die Postsynapsisstadien des reifen Ovariums lassen sich meiner Meinung nach, nur auf die des jungen Ovariums zurückführen. Sie sind auf diesem Stadium stehen geblieben, während in ihren Schwesterzellen die Dotteransammlung angefangen und auch voll-

endet worden ist. Im Epithel des reifen Ovariums kommen jedoch auch Zellen vor, die ruhende Kerne aufweisen. Den Ursprung dieser Zellen habe ich nicht verfolgt, kann daher auch nicht entscheiden, ob dieselben nie in Synapsis eingetreten sind, oder ob bei ihnen der Chromatinknäuel später rückgebildet worden ist. Die völlig regellose Verteilung derselben unter den anderen Zellen, und die Unmöglichkeit, sie auf früheren Stadien von denselben zu unterscheiden, scheinen mir jedoch bestimmt dafür zu sprechen, daß ein Wesensunterschied zwischen ihnen nicht besteht.

Wir finden also nach dem Obigen bei *Enteroxenos* einen Fall vor, wo von vornherein alle Zellen des Ovariums unter sich gleich sind und dieselben Entwicklungsmöglichkeiten haben. Dann wird zuerst durch zufällige Lagebeziehungen im Ovarium ein Teil derselben ausgeschaltet, um als Nährmaterial für die heranwachsenden Oocyten verbraucht zu werden. Auch unter diesen werden nicht alle zu reifen Eiern entwickelt; diejenigen, die zuerst ihre Dotteransammlung anfangen, wachsen zu mächtigen Zellen heran, während die übrigen noch im Kampfe um das vorhandene Nährmaterial zurücktreten müssen.

Die heranwachsenden Oocyten sitzen zuerst mit breiter Basis an der Basalmembran des Ovariums befestigt, während der Kern ungefähr mitten in der Zelle liegt (*Oc.a* Fig. 4). Während der weiteren Ansammlung von Dotterkugeln wächst die Zelle aber hochcylindrisch hervor; ihre Basalfläche wird relativ klein, und der Kern befindet sich von jetzt an immer an dem freien Pol der Zelle (*Oc.b* Fig. 4).

Bei einem Vergleich der beiden Stadien (Fig. 4—5) sieht man, wie die einzelnen Dotterkörnchen schon von ihrem ersten Auftreten an eine beträchtliche Größe haben, die später relativ nur noch wenig gesteigert wird; ihre Zahl wird aber um das Mannigfache verdoppelt. — Es läßt sich keine bestimmte Region der Zelle als eine Bildungszone der Dotterkugeln bezeichnen. Die Oocyte, deren Cytoplasmamenge von Anfang an relativ gering war, zeigt sich später auf allen Stadien völlig mit Dotterkugeln beladen, die von dem basalen Teil der Zelle bis zu dem freien Pol derselben dicht gelagert sind, den Kern umhüllen und nur auf dessen äußerer Seite einer dünnen Cytoplasmaschicht Platz lassen.

Die cylindrische Form der Oocyten geht auf späteren Stadien in eine mehr kolbenförmige Gestalt über (Fig. 5), indem ihr Basalteil in einen dünneren Stiel ausgezogen wird, um endlich im reifen Ovarium sich von der Basalmembran loszulösen.

Wie unten näher erörtert werden wird, trifft man in dem flimmerbekleideten Ovidukt des geschlechtsreifen *Enteroxenos* massenhaft Spermien an, und an dieser Stelle geschieht die Befruchtung¹⁾. Bei den Hunderten von mir untersuchten Individuen habe ich aber nie Eier im Ovidukt oder Uterus gefunden. Schon dies läßt vermuten, daß die Eier relativ rasch in die Zentralhöhle entleert werden, und diese Vermutung wird auch dadurch bestärkt, daß die jüngsten Eier in der Zentralhöhle anscheinend auf demselben Entwicklungsstadium stehen wie die völlig ausgewachsenen Ovarialeier.

In der Zentralhöhle findet man die Eier gruppenweise in kugelige Schleimhüllen eingelagert; diese Kugeln sind von recht ungleicher Größe und die Anzahl der darin enthaltenen Eier ist sehr verschieden, bei mittelgroßen Kugeln etwa 40—60 Eier. Wie diese Schleimhüllen gebildet werden, konnte ich nicht durch Beobachtung feststellen; doch scheint es mir zweifellos, daß die Becherzellen der Uteruswände an ihrer Bildung beteiligt sind.

Während die Befruchtung der Eier schon im Ovidukt geschehen ist, fängt doch die Reifung derselben erst in der Zentralhöhle an. Und hier kann man bei einer Untersuchung der verschiedenen Kugeln in günstigen Fällen alle Stadien der Reifungsteilungen, und auch der ersten Furchungsteilungen, in einem und demselben Individuum vorfinden. Diejenigen Eier, die in einer gemeinsamen Kugelhülle eingeschlossen sind, stehen alle auf ungefähr derselben Entwicklungsstufe, während man bei einem Vergleich verschiedener Kugeln meistens ebensoviele verschiedene Stadien vorfindet.

Die Hoden.

Als die erste Spur einer Hodenanlage bei *Enteroxenos* habe ich (1902) einen Epithelzapfen beschrieben, der bei Individuen von 1,5 mm Länge vom proximalen Ende der Zentralhöhle in dieselbe hinein vorsprang. Während nun dieser erste Fortsatz sich weiter entwickelte, entstanden um ihn herum mehrere ähnliche Bildungen, aus denen wieder an den Seiten kurze Verzweigungen hervorsproßten. Ueberall schieden die Epithelzellen dieser Zapfen

1) Also nicht, wie ich früher (1902) glaubte, in der Zentralhöhle.

eine feste Basalmembran aus, die dann schließlich ein stark verästeltes Achsensystem im Innern der noch völlig kompakten Hodenanlage bildete (BONNEVIE 1902 a, Fig. 48—51).

An der Basis dieser Anlage machten sich jedoch bald eine oder mehrere Einbuchtungen bemerkbar, die sich basal stark in die Breite erweiterten, während sie auch als enge, verzweigte Kanälchen in die peripheren Teile der kompakten-Epithelknospe einzudringen suchten. Das zuerst kompakte, von der Basalmembran dicht aneinander liegenden Epithellagen gebildete, Achsensystem der Hodenanlage wurde durch diesen Prozeß in der Richtung von der Basis nach der Peripherie allmählich ausgehöhlt.

Zu den in meiner früheren Abhandlung publizierten Abbildungen füge ich hier noch einige hinzu (Taf. XVI, Fig. 6—9), die besser als jene die eigentümlichen Vorgänge illustrieren, die sich während der weiteren Entwicklung der Hodenanlage abspielen.

Fig. 6 zeigt die Hodenanlage eines Individuums von 15 mm Länge. Die Anlage ist noch größtenteils kompakt; doch dringt von unten her eine tiefe und auch recht geräumige Einbuchtung in dieselbe hinein, aus der dann wieder die von Eisenhämatoxylin schwarz gefärbte Basalmembran der Epithelzapfen weiter hineinragt.

Im inneren Teil der Einbuchtung ist die Basalmembran der Epithelanlage auf ihrer Unterseite noch ganz nackt; weiter nach außen wird sie aber von einer zusammenhängenden Zellmasse (*B.Z*) bedeckt, die mit den Bindegewebszellen des Tieres in direktem Zusammenhang steht. Wie ich schon früher (1902) konstatieren konnte, werden in diesen von außen her eindringenden Mesodermzellen die männlichen Keimzellen ihren Ursprung nehmen. Die voluminöse Epithelbildung dagegen wird stark rückgebildet, um schließlich zu einem niedrigen, aus kubischen Zellen aufgebauten Epithelüberzug der Hodenblasen reduziert zu werden; derselbe ist auf allen Stadien durch eine Basalmembran von der nach innen folgenden Keimzellenschicht deutlich getrennt.

Die Umbildung der hochcylindrischen Epithelzellen in kubische geschieht zuerst weniger durch Streckung derselben, als vielmehr durch eine Auflockerung des Cytoplasma in ihrem basalen Teil, sowie durch Hervordringen der Basalmembran gegen die Oberfläche der Zellen, wo schon von vornherein die Kerne derselben lagen. Durch einen Vergleich der 3 in Fig. 6—8 abgebildeten Stadien werden diese Verhältnisse besser illustriert, als sie sich mit Worten beschreiben lassen. Das äußere Volumen der Hoden-

anlage ist in Fig. 8 ungefähr dasselbe wie in Fig. 6; aber anstatt der früheren, kompakten Epithelzellenmasse haben wir jetzt eine dünnwandige Hodenblase. Dieselbe ist doch noch durch feine Zellenstränge, in denen überall eine doppelte Basalmembran nachweisbar ist (vergl. Fig. 16), in eine Reihe peripher getrennter Hohlräume geteilt, die doch alle in der Mitte der Hodenanlage miteinander in Verbindung stehen.

Das in Fig. 7 abgebildete Stadium vermittelt den Uebergang zwischen diesen beiden. Ein Teil der Hodenanlage ist hier noch kompakt (unten rechts), und man sieht im übrigen Teil die Begrenzung der ursprünglichen Einbuchtung noch recht wohl beibehalten. Von dieser Höhlung aber, dessen Eingang durch Annäherung der Seitenwände eben geschlossen worden ist (* Fig. 7), dringen an allen Seiten taschenförmige Ausbuchtungen in die zuerst dicken Epithelwände hervor. Dieselben stehen alle mit dem zentralen Hohlraum in offener Verbindung und sind von dem äußeren Epithelüberzug durch die Basalmembran desselben überall getrennt. Zwischen den verschiedenen Aussackungen sieht man noch breite, von Epithelzellen gebildete Septen einschneiden, allseitig von der Basalmembran begrenzt. Durch Erweiterung der Hohlräume auf Kosten dieser Septen kommen dann zuletzt die dünnen Reifen der Fig. 8 zu stande, in denen von dem ursprünglichen Aufbau kaum mehr übrig geblieben ist als die Basalmembran.

Diese eigentümliche Ausformung der Hodenanlage läßt sich wohl am besten durch die Annahme einer starken Flüssigkeitsspannung im Innern derselben erklären. Durch eine solche wird das stetig fortdauernde Hervordringen der Basalmembran auf Kosten der lockeren Epithelzellen verständlich, und auch die weitere Entwicklung der Hodenblase und das Verhalten der in dieselbe einwandernden Ursamenzellen läßt einen starken Zufluß von Flüssigkeit zu dieser Stelle vermuten.

In Fig. 9 ist die Hodenblase eines geschlechtsreifen Tieres dargestellt, bei etwas schwächerer Vergrößerung als die eben besprochenen Abbildungen. Die Hodenblase hat jetzt beträchtlich an Größe zugenommen, und ihre Form ist einfacher, indem viele der früher in dieselbe hineinragenden Zellwände zurückgezogen sind.

Diese Erweiterung der Hodenblase ist nicht auf eine Vermehrung der sie aufbauenden Zellen zurückzuführen. In den Epithelzellen der Hodenblase habe ich nämlich nie Mitosen konstatieren können und auch nichts, was auf eine amitotische Teilung

der Zellen hindeuten könnte. Sollte sie dennoch in seltenen Fällen vorkommen, so würde dies keineswegs genügen, um die Größenzunahme der Hodenblase zu erklären. Ebenso wenig wird dieselbe durch die heranwachsenden Keimzellen bewirkt. Fig. 9 repräsentiert zwar eine schon entleerte Hodenblase, aber auch vor der Entleerung liegen die Keimzellen nur den Blasenwänden an und lassen im Innern der Hodenblase einen großen Raum frei¹⁾.

Es bleibt also nichts anderes übrig als die Annahme einer Streckung der Hodenwände infolge einer zunehmenden Spannung im Innern der Anlage. Und eine solche wäre wiederum, ebenso wie das starke Wachstum des Parasiten, auf die, wesentlich durch den „Flimmerkanal“ erfolgende, Aufnahme von Nahrungssäften vom Wirtstiere zurückzuführen.

Wir gehen jetzt zu einer näheren Betrachtung der in die epitheliale Anlage eindringenden Mesodermelemente über, die, wie erwähnt, die Grundlage der männlichen Keimzellen bilden.

Fig. 7 zeigt einen Schnitt durch die Hodenanlage eines Individuums von 27 mm Länge. Wie oben schon besprochen wurde, ist der Eingang in die Hodenblase auf diesem Stadium eben geschlossen worden, indem die Basalmembran, die das früher röhrenförmige Lumen begrenzte, an einer Stelle (* Fig. 7) zu einem kompakten Strang verlötet ist. Diese Verlötung ist hier eben vor sich gegangen, und sowohl außerhalb wie innerhalb der Verschlußstelle sieht man die Mesodermelemente noch in derselben Anordnung, die sie während des Eindringens in die offene Hodenanlage charakterisiert hat.

Am äußeren Boden der Hodenanlage findet sich eine dicht gedrängte Zellmasse (Fig. 7 *B.Z*) oder, richtiger, eine Cytoplasmamasse mit zahlreichen unregelmäßig zerstreuten Kernen. Keine Zellgrenzen sind nämlich zu spüren; und diese ganze Bildung macht den Eindruck eines zähflüssigen Syncytiums, das sich dicht an die Basalmembran der Hodenanlage anschmiegt. Dieser Eindruck wird durch eine Betrachtung der in die Hodenblase schon eingedrungenen Zellen noch bestärkt.

Fig. 10—15 zeigen in stärkerer Vergrößerung einzelne Partien derselben Hodenanlage, die auch in Fig. 7 abgebildet wurde. Zuerst möchte ich die Aufmerksamkeit auf Fig. 10 hinleiten, in der

1) Nur in einem einzigen Fall habe ich die Hodenblase ganz mit Keimzellen gefüllt gefunden.

die eben in Einwanderung begriffenen Zellen am proximalen Ende der Anlage abgebildet werden. Hier sind, auch bei der genauesten Beobachtung, keine Zellgrenzen zu finden; das Cytoplasma bildet eine zusammenhängende, zähflüssige Masse, die sich in Fäden ausziehen läßt. Die großen Kerne sind, wie durch einen Strom mitgerissen, dem Innern der Hodenblase zugetrieben worden, und um jeden Kern ist ein kleiner Cytoplasmabezirk abgegrenzt worden. Derselbe wird zuerst dünn-fadenförmig ausgezogen, bis endlich die Verbindung mit dem Mutterboden abgerissen wird; dann runden sich die selbständig gewordenen Zellen ab, und ihr weiteres Schicksal zeigt, daß sie die „Ursamenzellen“ des Enteroneos bilden.

Gleichzeitig mit der eben beschriebenen Zelleneinwanderung im proximalen Teil der Hodenanlage ist auch eine dünne Cytoplasmaschicht, mit eingelagerten Kernen, weiter in die Hodenblase hinein geflossen. Ich benutze mit Absicht diesen Ausdruck; getrennte Zellen existieren hier noch nicht, und in der Tat ließe sich nur durch das langsame Hervorfließen einer zähflüssigen Masse ein Resultat erreichen, wie wir es auf diesem und späteren Stadien an der inneren Oberfläche der Hodenblase vorfinden.

Wie aus den Figg. 7—14 hervorgeht, schmiegt sich das mesodermale Syncytium an die Basalmembran des Wandepithels überall dicht an, indem es ihre Biegungen genau mitmacht. Dadurch wird ein die ganze Hodenblase umgebendes Keimlager gebildet, das während der ganzen Entwicklung der Keimzellen seinen syncytialen Charakter beibehält. Meistens bildet dasselbe nur eine einfache Schicht von weniger als Kerndicke; doch tritt zuweilen, besonders vor scharfen Ecken, eine Aufstauung der Cytoplasmamasse ein, die dann hier in einer dicken Lage oft mit vielen Kernen liegen bleibt.

Diesem Keimlager entspringen wieder eine Reihe von „Ursamenzellen“, indem sich einzelne, von einer Cytoplasmaschicht umgebenen Kerne von dem Syncytium loslösen und frei in die Hodenblasen einwandern.

Daß die Ursamenzellen wirklich durch Einwanderung aus dem Syncytium entstehen, und nicht etwa erst nach Teilung der in demselben vorhandenen Kerne, habe ich in zahlreichen Fällen konstatieren können. Die Ursamenzellen zeigen immer große, ruhende Kerne, auch wenn sie noch mit dem Mutterboden in breiter Verbindung stehen (Fig. 14), und in dem Keimlager wird lange Strecken hindurch kein einziger Kern zurückgelassen, der als

ein nach einer Teilung zurückbleibender Tochterkern aufgefaßt werden könnte. Ueberhaupt sind mir solche auf die Wandrichtung senkrecht gestellte Teilungen, die zu einer Loslösung der inneren Tochterzelle führen könnten, nie vorgekommen.

Dagegen treten die Ursamenzellen selbst bald nach ihrer Ablösung vom Keimlager in eine mitotische Teilung ein; der ersten folgen rasch mehrere, so daß die Zahl ihrer Abkömmlinge, der Spermatogonien, vervielfacht wird.

Diese letzteren bleiben entweder miteinander in Verbindung oder die Tochterzellen werden nach vollkommener Trennung wieder durch amöboide Fortsätze ihres Cytoplasma sowohl miteinander als mit dem Keimlager in Verbindung gesetzt. Dadurch entstehen größere Verbände von Spermatogonien, wie sie in Fig. 15 abgebildet sind.

Außer den runden Kernen der Ursamenzellen, die sich vom Keimlager ablösen, enthält dasselbe auch längliche, die in dem Wandbelag der Hodenblase liegen bleiben und die sich auf jungen Stadien der Anlage durch mitotische Teilung vermehren können (Fig. 11—13).

Ich habe mich vergebens bemüht, auch schon vor dem Eindringen des Syncytiums in die Hodenblase einen Unterschied zwischen zwei verschiedenen Kernsorten nachweisen zu können, die den Ursprung der runden Ursamenzellkerne resp. der länglichen Wandkerne der Hodenanlage bilden könnten. In dem Syncytium außerhalb der Hodenblase ist kein wesentlicher Unterschied zwischen den Kernen zu bemerken; ihre Form ist zwar nicht völlig konstant, aber sie zeigen alle Uebergänge von der ganz runden Form zu einer ovalen oder stark abgeflachten. Und es scheint mir nicht wahrscheinlich, daß dieser Unterschied in der Form als ein Ausdruck bestimmter innerer Eigentümlichkeiten der Kerne aufzufassen sei; vielmehr glaube ich darin nur eine Wirkung der verschiedenen Druckverhältnisse zu sehen, in welchen die Kerne dieses zähen, langsam strömenden Syncytiums zufällig sich befinden.

Ohne einen direkten Beweis dafür führen zu können, möchte ich auch bei der ersten Differenzierung innerhalb der Hodenblase zwischen den länglichen Wandkernen und den runden Kernen der Ursamenzellen eine ähnliche, rein mechanische Ursache vermuten. Die Kerne sind in ihrer Form wohl zum größten Teil davon abhängig, ob sie mitten in dem hineinfließenden Cytoplasmastrom liegen, wo sie durch die Oberflächenspannung des-

selben zusammengepreßt werden, oder ob sie demselben nur seitlich angefügt sind. Im letzteren Fall bildet der Kern ein selbständiges Zentrum, und eben die Oberflächenspannung des Cytoplasma wird eine Abrundung desselben um den Kern herum bewirken, die bei der Einleitung zur mitotischen Teilung so stark wird, daß eine völlige Ablösung der Ursamenzelle vom Keimlager erfolgt.

Obgleich die Trennung der runden Kerne von den länglichen durch äußere Umstände verursacht wird, so ist doch mit dieser Trennung das weitere Schicksal beider Kerngruppen determiniert. Die ovalen Kerne behalten ihre Lage an der Wand der Hodenblase; sie repräsentieren die vegetativen Kerne des Keimlagers. Diese teilen sich nur sparsam, aber dann immer mitotisch und mit der Teilungsfigur in der Richtung der Cytoplasmaschicht eingestellt. Beide Tochterkerne behalten daher auch eine ähnliche Lage wie der Mutterkern, völlig in dem Keimlager eingebettet (Fig. 11—13).

Infolge ihrer sparsamen Vermehrung scheinen solche vegetative Kerne in der jungen Hodenanlage relativ viel zahlreicher zu sein, als im reifen Hoden; hier werden sie ja nämlich durch die Streckung der Hodenwände auf einen viel weiteren Raum verteilt. Im reifen Hoden zeigen sie dagegen oft eine sehr beträchtliche Größe, so daß sie von einer dünnen Cytoplasmaschicht überzogen als große Vorsprünge in die Hodenblase hineinragen.

Die Spermatogonien, die bald in unregelmäßiger Lage längs allen Wänden der Hodenblase verteilt gefunden werden, behalten mit ihren Abkömmlingen, den Spermatocyten und Spermatiden, immer ihre wandständige Lage bei. Die Abkömmlinge jeder Ursamenzelle bleiben auch während der weiteren Entwicklung in einer Gruppe zusammen liegen, und zeigen unter sich immer den gleichen Teilungsrhythmus (Fig. 9, 16).

Die gruppenweise angeordneten Keimzellen bewahren meistens mit dem syncytialen Keimlager eine intime Verbindung, und da sie, wie erwähnt, auch unter sich verbunden sind, ist eine Möglichkeit vorhanden, daß die Keimzellen aus dem Keimlager ihre Nahrung erhalten können. Doch werden auch nicht selten einzelne Gruppen von Keimzellen frei in der Hodenblase vorgefunden, ohne jede Berührung mit der Wand; es scheint also, daß auch die in der Hodenblase befindliche Flüssigkeit genügen könnte, die Ernährung der sich entwickelnden Keimzellen zu besorgen.

Die Hodenblase ist bei *Enteroxenos* allseitig geschlossen, und ich habe schon in meiner früheren Beschreibung (1902a) erörtert, daß die reifen Spermien, um in die Zentralhöhle hinauszugelangen, entweder aktiv durch die Hodenwand dringen müßten oder daß sie vielleicht durch das Platzen derselben frei werden könnten.

Aus verschiedenen Gründen habe ich schon damals die erstere Möglichkeit bevorzugt, und jetzt habe ich das Durchwandern der Spermien durch die Hodenwand direkt verfolgen können.

In jeder reifen Hodenblase findet man eine kleine Strecke der Wand (oder zuweilen 2—3), nach innen mit langen Flimmerhaaren besetzt (9 *Fl*). Eine nähere Betrachtung einer solchen Stelle ergibt als Resultat, daß die Basalmembran des Wandepithels hier siebförmig durchbrochen ist, und daß anstatt des Syncytiums, das sonst überall die innere Fläche der Hodenwand bedeckt, an dieser Stelle hohe Cylinderzellen gebildet sind, deren freie Oberflächen mit langen Flimmerhaaren bedeckt sind. Die Höhe dieser Zellen, sowie auch die Länge der Wimpern nimmt von der Mitte nach allen Seiten zu rasch ab, so daß die ganze Bildung kissenförmig gegen die umliegende Hodenwand hervortritt.

Diese „Flimmerkissen“ dienen als Austrittsstellen der Spermien. Durch die Flimmerbewegung werden die letzteren herangezogen und können dann zwischen den Zellen und durch die siebförmig durchbrochene Basalmembran von der Hodenblase in die Zentralhöhle auswandern. In der Tat habe ich auch in verschiedenen Serien (Textfig. B) Spermien, nicht nur zwischen den Flimmerhaaren der Hodenwand, sondern auch mitten in dem Flimmerkissen, sowohl inner- als außerhalb der Basalmembran, und endlich auch gerade außerhalb der Hodenwand in der Zentralhöhle angetroffen.

Wie schon oben erwähnt, geschieht die Befruchtung in dem Ovidukt, und es ist von Interesse zu beobachten, in welcher Weise die Spermien den langen Weg bis an die Befruchtungsstelle durch eine Reihe Flimmervorrichtungen geleitet werden.

Die Wand der Zentralhöhle, die sonst wesentlich von schleimsecernierenden Becherzellen gebildet wird, zeigt in einem gürtelförmigen Bezirk um die Uterusmündung herum ein sehr wohl entwickeltes Flimmerpithel. Die Flimmerbewegung an dieser Stelle ist zweifelsohne für die Befruchtung von großer Bedeutung, indem

die Spermien von dem proximalen Ende des Tieres, wo die Hoden-anlage liegt, bis zur Uterusmündung an der Grenze des distalen Drittels, durch dieselbe herangezogen werden.

Von der Zentralhöhle setzt sich das Flimmerepithel noch in die Uterusmündung eine Strecke weit fort; es wird jedoch hier bald wieder von dem charakteristischen Drüsenepithel des Uterus verdrängt. Aber eine dritte flimmernde Stelle findet man im Ovidukt selbst, und durch Zusammenwirken dieser verschiedenen Flimmerbezirke werden die Spermien direkt von dem Flimmerkissen der Hodenanlage bis zur Befruchtungsstelle, dem Ovidukt hingeleitet.

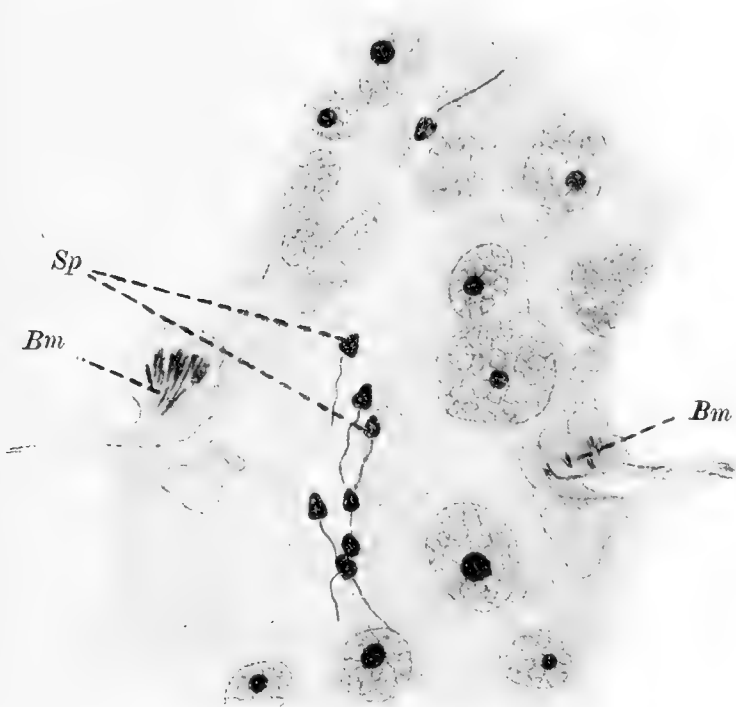


Fig. B. Aus einem Schnitt durch das Flimmerkissen einer reifen Hodenblase. *Sp* Spermien, die eben im Begriff sind, durch eine Oeffnung in der Basalmembran (*Bm*) auszuwandern.

Das Flimmerepithel im Ovidukt und an der Uterusmündung mag vielleicht auch später im Dienste des Ablegens der im Ovidukt befruchteten Eier stehen. Doch müßte man dann eine Umkehr der Flimmerbewegung voraussetzen. Eine solche läßt sich aber auch sehr wohl denken; schon der Druck von den sich im Ovarium loslösenden Eiern würde wahrscheinlich genügen, um die ursprünglich dem Ovarium zugerichtete Flimmerbewegung in eine entgegengesetzte zu verwandeln.

Besprechung der Resultate in Betreff der Generationsorgane.

Aus der obigen Beschreibung der Entwicklung der Generationsorgane bei *Enteroxenos* geht hervor, daß sowohl die weiblichen wie auch die männlichen Keimzellen aus einer indifferenten, mesodermalen Grundlage hervorgehen.

Dies stimmt, soweit aus der Literatur ersichtlich, mit den Resultaten der Untersuchungen an anderen Mollusken wohl überein. Gewiß findet man unter den kurzen Angaben, mit welchen das Entstehen der Geschlechtsdrüsen in älteren Arbeiten berührt worden ist, scharfe Kontroversen; doch wird von den späteren Untersuchern mit immer größerer Bestimmtheit ein mesodermaler Ursprung der Keimzellen bei den Mollusken behauptet. Ein solcher wurde zuerst durch die Untersuchungen von BROCK (1886) bei *Limax* und von KLOTS (1889) bei *Limnaeus* wahrscheinlich gemacht, und v. ERLANGER (1891) hat dann bei *Paludina* die Entstehung der Geschlechtsdrüse durch Abschnürung von der (mesodermalen) Pericardwand zuerst festgestellt. Diese Beobachtung hat später in den Resultaten von MEISSENHEIMER (1901) an einem Lamellibranchiaten (*Dreissensia*) eine wertvolle Bestätigung erhalten, indem auch hier die Genitaldrüse direkt aus der Pericardwand abgeleitet werden konnte. Bei zwei systematisch so weit entfernten Molluskengruppen konstatiert, scheint diesem Ursprung der Genitaldrüse eine generelle Bedeutung zugelegt werden zu dürfen.

Bei *Enteroxenos* existieren im parasitischen Leben weder Pericard noch Herzanlage, und in Betreff des Ursprungs der Generationsorgane läßt sich daher eine Uebereinstimmung mit anderen Mollusken nur insofern erreichen, als eine mesodermale Anlage derselben auch bei *Enteroxenos* festgestellt werden konnte.

Wie die übrigen parasitischen Gastropoden ist *Enteroxenos* wohl mit den Prosobranchiern am nächsten verwandt. Die letzteren sind aber getrenntgeschlechtliche Tiere, und der hermaphroditische Zustand bei *Enteroxenos* ist wahrscheinlich als eine sekundäre Anpassung an die parasitische Lebensweise aufzufassen. Auch scheint hier der Satz eine Bestätigung zu finden, der von HESCHELER (1900, p. 373) ausgesprochen worden ist, „daß der hermaphroditische Zustand (wo ein solcher vorkommt), sich beim weiblichen Geschlecht festgesetzt hat“.

Während nämlich bei *Enteroxenos* das Ovarium sowohl in seinem Bau als auch in Betreff seiner Entwicklung wohl mit den

früher bekannten Verhältnissen bei anderen Gastropoden, und speziell bei *Paludina* (v. ERLANGER 1891) übereinstimmt, so steht die eigentümliche, frei in die Zentralhöhle hervorragende Hodenanlage, soviel ich weiß, noch ganz ohne Seitenstück bei den freilebenden Gastropoden. Bei einem Parasiten, *Entoconcha mirabilis* (JOHS. MÜLLER 1852), kommen dagegen, wie ich schon früher (1902) hervorgehoben habe, Hodenblasen vor von einem ähnlichen Bau, wie bei *Enteroxenos*; über ihre Entwicklung ist aber nichts bekannt.

Durch diese Sonderstellung — als eine relativ neue Anpassung zur parasitischen Lebensweise — verliert die Kenntnis der Hodenanlage bei *Enteroxenos* an Interesse in komparativ anatomischer Hinsicht; aber in demselben Maße wird ihre Bedeutung für eine entwicklungsmechanische Betrachtung der Anlage der Generationsorgane gesteigert.

Die männlichen Keimzellen werden hier von einem Material gebildet, das schon früher eine andere Verwendung hatte, nämlich von den Bindegewebszellen des proximalen Teils des Körpers. Und die ganze Anlage der Hodenblase scheint in so hohem Grad von rein mechanischen Faktoren abhängig zu sein, daß man nicht umhin kann, auch die spezielle Entwicklungsrichtung der in der Hodenblase eingeschlossenen Mesodermzellen auf ebensolche mechanische Faktoren zurückzuführen.

Bis zu einem Stadium in der Entwicklung des *Enteroxenos*, wo schon die Hodenanlage als eine kompakte Epithelwucherung auffallend war, zeigten diese Mesodermzellen noch einen rein embryonalen Charakter. Zwar waren von denselben die Bindegewebsstränge herausdifferenziert; aber nachher zeigten doch die Zellen von den letzteren die größte Unabhängigkeit. Vor jeder Teilung haben sie sich abgerundet, und erst die Tochterzellen traten wieder zu den Bindegewebssträngen in Beziehung, indem sie wie Amöben sich über die festere Grundlage derselben ausbreiteten¹⁾.

Bei der wachsenden Flüssigkeitsspannung des proximalen Teiles des Tieres wird nun die Aushöhlung der kompakten Epithelwucherung angebahnt, und auch die Zellen der Bindegewebsstränge werden in dieselbe hineingetrieben. Aber allem Anschein nach wird nur durch ihre zufälligen Lagebeziehungen entschieden, welche derselben in die Hodenblase mit hineingeführt werden sollen und welche nicht. Von den ersteren bleiben dann, wie wir gesehen

1) Auf die Genese dieser Bindegewebszellen hoffe ich bei einer späteren Gelegenheit zurückzukommen.

haben, einige in dem Keimlager als vegetative Zellen liegen, während die meisten frei in die Hodenblase hineinwandern, um sich daselbst als männlichen Keimzellen zu entwickeln. Auch die letztere Trennung schien wesentlich in mechanischen Faktoren begründet zu sein.

Rückwärts läßt sich aber dann mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluß ziehen, daß sowohl die vegetativen Zellen des Keimlagers wie auch die außerhalb der Hodenblase liegen gebliebenen Mesodermzellen dieselben Entwicklungsmöglichkeiten besitzen wie ihre Schwesterzellen, daß sie sich also auch unter geeigneten Bedingungen als männliche Keimzellen weiter entwickeln könnten. Und wenn man sich endlich erinnert, daß auch das Ovarium früher aus derselben Grundlage herausdifferenziert wurde, und daß auch hier die weitere Entwicklung der Zellen anscheinend nur durch zufällige Lagebeziehungen bestimmt wurde, so wird man in den Mesodermzellen bei *Enteroxenos* ein Beispiel sehen müssen von Zellen, die, unter verschiedene äußere Bedingungen gebracht, die verschiedensten Entwicklungsrichtungen einschlagen können.

Im Ovarium eingeschlossen, bilden sie die Oogonien, von welchen wieder Oocyten und Nährzellen abstammen, in der Hodenblase treten sie als Wandzellen und Ursamenzellen hervor, und endlich bleiben sie, wenn sie außerhalb beider Keimdrüsen liegen bleiben, und also einer differenzierenden Wirkung nicht ausgesetzt worden sind, als undifferenzierte Bindegewebszellen bestehen.

Trotzdem die Hodenanlage bei *Enteroxenos* als eine Neubildung betrachtet werden muß, zeigt sie doch als Endresultat einen inneren Bau, der mit den von v. BRUNN (1884) und AUERBACH (1896) bei *Paludina*, und von BOLLES LEE (1897) bei *Helix* beschriebenen Verhältnissen eine große Uebereinstimmung zeigt.

Die erwähnten Verfasser beschreiben alle an der inneren Wand der Hodenblase eine dünne Keimschicht, in der große abgeplattete Kerne ihre Lage haben, und aus der auch die runden Zellen, die sich später als Spermatogonien erweisen, ihren Ursprung nehmen.

AUERBACH bezeichnet in Uebereinstimmung mit v. BRUNN ausdrücklich dieses Keimlager als ein (p. 423) „Syncytium, das aus einer nachträglichen Verschmelzung embryonaler Zellen hervorgegangen“ sei.

Und auch BOLLES LEE bildet in seiner Fig. 1 ein syncytiales Keimlager ab, fügt aber hinzu, daß diese Abbildung das typische Verhalten nicht illustriert; gewöhnlich seien nämlich bei *Helix* die Zellen wohl differenziert.

Bezüglich der „Basalzellen“ — oder richtiger — bezüglich deren Kerne, stimmen auch die Verhältnisse bei *Paludina* und *Helix* wohl mit denjenigen bei *Enteroxenos* überein. Diese „Kerne des Wandungsprotoplasmas“ werden von AUERBACH (p. 424) als „sehr abgeplattete Gebilde, in der Flächenansicht aber von stattlicher Größe“ beschrieben, und BOLLES LEE schreibt (p. 202) von denselben Gebilden: „Ces noyaux sont sphériques ou le plus souvent ovales, et sont situés sans exception dans la partie basale de la cellule. Ils sont très gros, de 25 μ de diamètre, et même plus dans les cellules développées“.

Eine Vermehrung dieser Wandzellen wurde von den erwähnten Autoren nicht beobachtet, während bei *Enteroxenos* eine solche, und zwar eine Vermehrung durch mitotische Teilung auf jungen Stadien der Hodenanlage nachweisbar war.

In einem Punkt weichen jedoch die Anschauungen der früheren Autoren sowohl voneinander, als auch von meinen an *Enteroxenos* gewonnenen Resultaten beträchtlich ab. Es ist dies in Bezug auf das Verhältnis zwischen Wandzellen und Ursamenzellen.

Soweit die direkten Beobachtungen reichen, scheint jedoch auch in diesem Punkt eine völlige Uebereinstimmung zwischen den drei Molluskenformen zu bestehen. AUERBACH erwähnt z. B. daß an den runden Kernen, „solange sie im Wandungsprotoplasma liegen, keine Mitosen vorkommen“, und er beschreibt auch die Einwanderung derselben Kerne genau so, wie ich sie nachher bei *Enteroxenos* gefunden habe.

Der Ursprung der runden Kerne konnte aber in den bei *Paludina* und *Helix* untersuchten Stadien nicht beobachtet werden, und gerade auf diesem Punkte gehen die Anschauungen der Autoren auseinander. v. BRUNN und AUERBACH glauben, daß die runden Kerne „durch amitotische Teilung resp. durch multiple Zerschnürungen“ von „den großen Protoplasmakernen“ abgespalten worden sind (AUERBACH 1896, p. 428). BOLLES LEE dagegen hebt mit großer Stärke hervor, daß keine solchen Beziehungen zwischen den Kernen der Basalzellen und denjenigen der Spermatogonien stattfinden, und er schließt daher, daß beide Formen Schwesterkerne repräsentieren, von denen die einen an Größe stark zugenommen haben, während die anderen, die in lebhafter Teilung begriffen sind, wegen Platzmangels in der Wandschicht hervorgeschoben werden, bis sie zuletzt die ganze Oberfläche der Basalzellen bedecken.

Wie aus meiner obigen Beschreibung hervorgeht, konnte ich bei *Enteroxenos* konstatieren, daß beide Kernformen einer und

derselben Generation angehören, wie auch BOLLES LEE angenommen hat, aber auch, im Gegensatz zu dem letzteren Verfasser, daß die runden Kerne auf einem sehr frühen Stadium der Hoden-anlage, ohne sich zuerst geteilt zu haben, und während sie noch Platz genug hatten, sich in der Wandschicht auszubreiten, ihre Einwanderung beginnen.

Abschnitt B.

Die Keimzellen.

Parallel mit der Entwicklung der Generationsorgane verläuft auch diejenige der Keimzellen, deren äußeren Rahmen wir also im vorigen Abschnitt betrachtet haben.

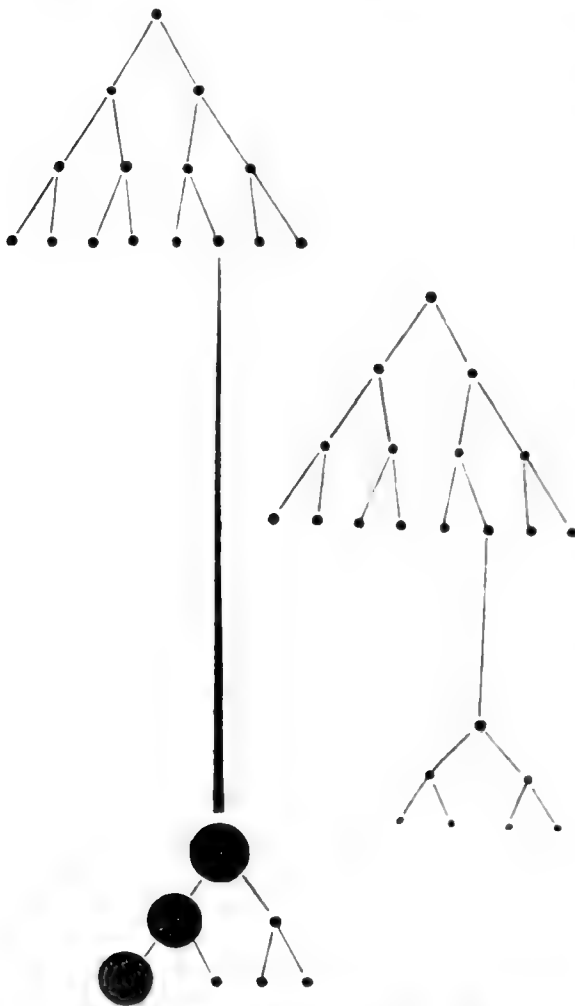


Fig. C. Eine Modifikation von dem bekannten BOVERISCHEN Schema, um den Unterschied in der Entwicklungsdauer der weiblichen und der männlichen Keimzellen zu illustrieren.

Bei *Enteroxenos* verhalten sich in Betreff ihrer Entwicklungsdauer die männlichen und die weiblichen Keimzellen sehr verschieden. Die erste Spur einer Hoden-anlage wird erst sichtbar, wenn die Teilungsperiode der Oogonien schon weit vorge-schritten ist; und die Ent-wicklung der männlichen Keimzellen — mit ihrer langen Reihe aufeinander folgender Zellgenerationen — wird in einer Periode voll-zogen, während welcher die weiblichen Keimzellen nur durch eine einzige Zellgene-ration, die Oocyten I. Ord-nung, repräsentiert werden (siehe Textfig. C).

Ob dieser Unterschied in der Entwicklungsdauer zwischen männlichen und weiblichen Keimzellen auch für andere Tiere charakte-ristisch ist, läßt sich zur Zeit

aus der Literatur nicht ersehen. Doch ist es wahrscheinlich, daß dies Verhältnis je nach dem Dotterreichtum der Eier variiert, und es ist wohl auch möglich, daß bei *Enteroxenos* eine verspätete Anlage des Hodens als ein Ausdruck des sekundär entstandenen Hermaphroditismus anzusehen ist.

Obgleich ich diese Arbeit mit einer Untersuchung der männlichen Keimzeimzellen anfang, habe ich doch zuletzt aus verschiedenen Gründen vorgezogen, die Entwicklung der weiblichen Zellen als Hauptgegenstand meiner Beschreibung zu betrachten, indem ich nur am Ende jedes Abschnittes das Verhalten der männlichen Zellen zum Vergleich heranziehen werde.

Infolge des schon besprochenen Unterschieds zwischen Ovarium und Hoden in ihrem Verhalten zu den Fixationsflüssigkeiten, sind — wo anderes nicht bestimmt angegeben wird — sämtliche Abbildungen der weiblichen Keimzellen nach ZENKER-Präparaten ausgeführt, diejenigen der männlichen dagegen nach Material, das in HERMANNScher Flüssigkeit fixiert wurde.

Kap. I. Vermehrungsperiode der Keimzellen.

Wie aus dem vorigen Abschnitt hervorgeht, stammen bei *Enteroxenos* sowohl die Oogonien als die Spermatogonien von den indifferenten Mesodermzellen ab; und auch während ihrer weiteren Teilungen innerhalb der Generationsorgane zeigen sie die größte Aehnlichkeit mit diesen.

Eine kurze Beschreibung derselben muß ich jedoch der Besprechung der komplizierteren Prozesse der folgenden Zellgenerationen voranschicken, um diese mit dem richtigen Hintergrund betrachten zu können:

Oogonien (Taf. XVII, Fig. 17—29).

Fig. 17 zeigt die Telophase einer Oogonienteilung; man sieht hier die beiden neugebildeten Tochterkerne, den Spindelrest und den Zwischenkörper; die Teilung des Zellkörpers ist noch nicht vollendet.

In den Kernen, die uns hier allein beschäftigen werden, liegen noch die Chromosomen der letzten Teilung recht deutlich voneinander getrennt. Ihre Form ist aber auffallend zackig, und von den Spitzen dieser Zacken sieht man überall feine Linien-

fäden ausgehen, die die einzelnen Chromosomen miteinander verbinden.

Auf diesem Stadium sind noch keine Nukleolen sicher nachweisbar; doch lassen sich zuweilen schon jetzt einzelne chromatische Knotenpunkte des Kerngerüstes erkennen, die vor den übrigen sowohl durch ihre Größe als durch die Menge der von ihnen austretenden Lininfädchen ausgezeichnet sind. In den jüngsten Kernen scheinen oft zwei oder mehrere solche Punkte miteinander zu konkurrieren; bald nimmt jedoch einer derselben stark an Größe zu, während die übrigen zurücktreten; und dieser rasch heranwachsende Knotenpunkt des Kerngerüstes bildet die Grundlage des Nucleolus (Fig. 18—22 N).

Der Nucleolus liegt immer oberflächlich im Kern. Seine Form wird in ZENKER-Präparaten nur schlecht erhalten; er zeigt hier eine unregelmäßig zackige Oberfläche, während dieselbe in HERMANN-Präparaten (Fig. 20) ganz glatt und kugelig gewölbt ist.

Schon früh können Vakuolen im Innern des Nucleolus erscheinen, und dieselben nehmen während der Kernruhe sowohl an Zahl als auch an Größe zu.

Fig. 18—20 zeigen, wie sich das Chromatin allmählich über das ganze Liningerüst ausbreitet, während es auch gleichzeitig an Färbungsvermögen verliert. Selbst während der vollen ‚Kernruhe‘ findet man doch noch in den Knotenpunkten des Gerüstes größere Ansammlungen von Chromatinsubstanz, durch feine Brücken miteinander verbunden.

In Fig. 21 sieht man die Prophase der folgenden Teilung eingeleitet. Das Chromatin ist hier wieder in einzelne, deutlich hervortretende Fäden zurückgezogen worden, auf welchen jedoch noch die Knotenpunkte des Liningerüstes als Verdickungen sichtbar sind. Nie habe ich in den Oogonien einen einzigen zusammenhängenden Fadenknäuel vorgefunden, und ich möchte auch das Vorkommen eines solchen bei *Enteroxenos* überhaupt bezweifeln.

Die folgenden Abbildungen (Fig. 22—24) illustrieren die Chromosomenbildung der Oogonien. Der Nucleolus wird bald aus dem Verband mit den Chromatinfäden gelöst, und schon vor der Auflösung der Kernmembran verschwindet er vollständig. Ein ähnliches Verschwinden des Nucleolus wird weiter unten auch bei der Oocytengeneration beschrieben, und daselbst wird auch die Frage nach einer Deutung dieses Vorganges etwas näher erörtert.

Die zuerst dünn-fadenförmigen Chromosomen werden bald

durch Kontraktion kürzer und dicker, und eine Längsspalte tritt immer deutlicher an ihnen hervor.

In Fig. 25—26 wird die Metaphase einer Oogonienteilung abgebildet, in Fig. 27—28 endlich die späteren Phasen derselben.

In den Aequatorialplatten habe ich mehrmals deutlich 34 Chromosomen zählen können, die, wie aus der Fig. 25 hervorgeht, von sehr verschiedener Größe sind. Bei einem Vergleich mehrerer solcher hat sich erwiesen, daß unter den 34 Chromosomen stets 8 große vorkommen (*I* Fig. 25) und ebenso auch 8 ganz kleine (*III* Fig. 25), während die übrigen 18 Chromosomen von mittlerer Größe sind; die zu einer Gruppe gehörenden Chromosomen zeigen jedoch auch unter sich kleine Variationen, und der Uebergang von einer Gruppe zu einer anderen ist daher nicht ganz scharf.

Die Längsspalte der Chromosomen zeigt den Plan ihrer Teilung.

Fig 29 gibt endlich ein Bild der Telophase einer Oogonienteilung. Beide Tochterplatten sind etwas schief getroffen, und die Form und Größe der Chromosomen tritt daher nicht klar hervor; doch sieht man deutlich genug, wie mehr als 30 getrennte Chromosomen in jeden Tochterkern hineintreten.

In den ruhenden Oogonien ist nur sehr selten eine „Sphäre“ sichtbar und dann immer nur als eine nicht scharf begrenzte, etwas verdichtete Zone des Cytoplasmas. Infolgedessen kommen die Centrosomen auch nur selten deutlich zum Vorschein, indem sie von den Mikrosomen des Cytoplasmas nicht immer unterscheidbar sind. Doch habe ich oft genug in der Nähe der Kernmembran 2 stärker färbare Körnchen wahrgenommen, um ihr konstantes Auftreten an dieser Stelle annehmen zu dürfen.

Die Centrosomen erscheinen auch während der Teilung als kleine, runde, scharf begrenzte Pünktchen, die während der Anaphase an Größe zunehmen, um sich zuletzt in 2 Tochtercentrosomen zu teilen (Fig. 26—28).

Im obigen sind die verschiedenen Phasen einer Oogonien-generation skizziert, wie sie in den jüngsten Ovarien, wo die Keimzellen noch mitten in ihrer Vermehrungsperiode angetroffen werden, vorkommen. Die Beschreibung könnte aber ebensogut für die letzte Generation der Oogonien gelten, aus deren Teilung die jungen Oocyten hervorgehen. Dieselbe unterscheidet sich nämlich in keiner Weise von den früheren Generationen, und nur durch die Entwicklungsstufe des Ovariums und der umliegenden Keimzellen läßt sich entscheiden, ob man die letzte oder eine der früheren Generationen der Oogonien vor Augen hat.

Spermatogonien (Taf. XXIII, Fig. 153—156).

Auch für die Spermatogonien gilt dasselbe, was eben in Betreff der Oogonien erwähnt wurde, daß zwischen den verschiedenen Generationen derselben kein charakteristischer Unterschied besteht.

Wie im vorigen Abschnitt beschrieben wurde, wandern die Ursamenzellen von dem Keimlager in die Hodenblase hinein, um hier bald in die erste Teilung einzutreten, und die Abkömmlinge einer solchen Ursamenzelle ließen sich später an der Wand der Hodenblase zu einem dichten Haufen gesammelt vorfinden.

Durch Zählung der einzelnen Zellen in einer Reihe solcher Gruppen der reifen Hodenblase läßt sich auf die Anzahl der erfolgten Spermatogonienteilungen zurückschließen. Es zeigt sich hierbei, daß dieselbe keineswegs konstant ist, und es scheint, daß sie auch von der Lage der Ursamenzellen in der jungen Hodenblase beeinflusst werden kann.

Wo nämlich das Keimlager von Anfang an dünn war, so daß die Ursamenzellen vereinzelt sich ablösen konnten, da sind überall die Keimzellengruppen relativ klein und lassen auf wenige, 3—5, Spermatogonienteilungen zurückschließen. Wo aber, wie es zuweilen am Boden der Hodenblase der Fall ist, eine dickere Lage des Syncytiums liegen geblieben ist, von welcher zahlreiche Ursamenzellen ihren Ursprung nehmen, da wird bald von den Abkömmlingen derselben eine kompakte Zellmasse gebildet (siehe Taf. XVI, Fig. 9 *Sp*g); und hier erhalten sich die Spermatogonien als solche bedeutend länger, als es bei freiliegenden Zellen der Fall ist.

Die Teilung der Spermatogonien unterscheidet sich nicht wesentlich von derjenigen der Oogonien und also auch nicht von der Teilung der Bindegewebszellen.

Fig. 153—156 zeigen einzelne Stadien einer solchen Teilung, in demselben Maßstabe ausgeführt, wie die entsprechenden Stadien der Oogonien. Der Unterschied zwischen beiden Serien ist ein rein äußerer und läßt sich auf die verschiedenen Lagebeziehungen der beiden Zellformen zurückführen; die Oogonien liegen im Ovarium dicht gedrängt, und ihre Form wird daher durch den Druck der umliegenden Zellen stark beeinflusst, während die Spermatogonien die abgerundete Form freischwimmender Zellen aufweisen.

Sowohl die Chromosomen wie auch die Centrosomen verhalten sich in den Spermatogonien ganz wie in den Oogonien, und ich brauche daher in Bezug auf diese nur auf die obige Beschreibung

der Oogonien hinzuweisen. Doch möchte ich auf Fig. 154 aufmerksam machen, in der ein nur selten vorkommendes Verhalten der Chromosomen abgebildet ist, indem dieselben hier während der Teilung ringförmig um die Zentralspindel herum angeordnet waren. Ähnliche Bilder sind mir auch zuweilen unter den Oogonien begegnet, ohne daß ich jedoch entscheiden konnte, in welchen Verhältnissen diese Anordnung der Chromosomen ihren Grund hatte.

Fig. 155—156 zeigen typische Bilder der späteren Teilungsphasen der Spermatogonien. Zwischen beiden Tochterplatten weichen die Spindelfasern stark auseinander, und der zwischen denselben eingeschlossene Raum erscheint deutlich heller als das umliegende Cytoplasma.

Die Einschnürung des Zellkörpers scheint — wenn sie erst einsetzt — sehr rasch vor sich zu gehen, und bei den freiliegenden Spermatogonien immer in charakteristischer Weise. Die Tochterzellen runden sich zuerst völlig gegeneinander ab, während die Spindelfasern noch wie eine breite Brücke die beiden Tochterkerne verbinden (Fig. 156). Dann wird die Berührung zwischen den Zellen wieder mehr intim, bis sie sogar gegeneinander abgeplattet werden können. Erst nach der Bildung eines Zwischenkörperchens an der Mitte der Faserbrücke lösen sie sich zuletzt völlig voneinander.

Eine Zentralspindel war während der mittleren Phasen der Spermatogonienteilung nicht direkt nachweisbar; daß eine solche jedoch vorhanden ist, zeigt sich am Ende der Teilung, wenn die Bildung der Tochterkerne angefangen ist. Die neugebildeten Kernvakuolen treten nämlich seitlich von der Spindel heraus (Fig. 157), und man sieht die Centrosomen beider Tochterzellen durch kontinuierliche, achromatische Fasern in Verbindung stehen.

Diese Zentralspindel kontrahiert sich jetzt stark, wodurch die Centrosomen beider Tochterzellen einander genähert werden, und an der Zellgrenze wird auf Grundlage der Spindelfasern ein leicht zerbrechliches Zwischenkörperchen gebildet. Nach der Trennung beider Tochterzellen verschwindet in denselben bald jede Strahlung, und nur eine schwache Verdichtung des Cytoplasmas bezeichnet noch die Stelle, wo die Centrosomen zu suchen sind.

In solchen Spermatogonien aber, die nicht frei in der Hodenblase liegen, sondern so dicht gedrängt, daß die Tochterzellen auch nach vollendeter Teilung ihre intime Berührung bewahren, da bleiben auch die Spindelreste lange bestehen, als ob

sie durch die hier nicht zerbrochenen Zwischenkörperchen festgehalten würden.

Kap. II. Synapsis und Wachstum.

Oocyten I (Taf. XVII, Fig. 30—48).

Die jüngsten Oocyten werden bei Individuen von etwa 20 mm Länge gefunden, bei welchen die Hodenanlage nur erst eine kompakte Epithelknospe bildet.

In Fig. 4, die einen Teil eines solchen Ovariums wiedergibt, sieht man, wie die Oocyten verschiedener Altersstufen ganz unregelmäßig vermischt vorkommen, und es würde hier sehr schwierig sein, die verschiedenen Stadien in die richtige Reihenfolge einzuordnen, wenn nicht die Größe der Oocytenkerne als Wegweiser dienen könnte. Die Kerne nehmen nämlich während dieser lange dauernden Zellgeneration immerfort an Größe zu, eine Eigenschaft, die bei der Untersuchung einen wesentlichen Vorzug der Oocyten vor den Spermatocyten bezeichnet.

Die Entwicklung der Oocyten zerfällt in zwei verschiedene Abschnitte, von denen der erste durch Veränderungen innerhalb des Kernes charakterisiert wird, während in dem zweiten die Umbildungen des Cytoplasmas die Hauptrolle spielen.

Wir werden im folgenden diese beiden Perioden etwas näher betrachten, wobei jedoch auf die Umbildungen des Chromatins während der ersten Periode das Hauptgewicht gelegt werden soll.

I. Synapsis. Im vorigen Kapitel wurde gezeigt, wie am Ende der letzten Oogonienteilung in jede Tochterzelle 34 getrennte Chromosomen von ungleicher Größe hineintraten. Wie früher in den Oogonien, entsteht jetzt auch in jeder Oocyte auf Grundlage dieser Chromosomen ein junger Kern (Fig. 30—31), und es bildet sich in demselben allmählich ein typisches Kerngerüst (Fig. 32).

Die Gerüstbildung bleibt doch nicht auf dem für ruhende Kerne anderer Zellgenerationen typischen Stadium stehen, sondern das Chromatin wird in den jungen Oocyten viel feiner verteilt, als es in den Oogonien der Fall war.

Zuletzt erscheint dann im Oocytenkern — nicht nur oberflächlich, sondern auch in seinem Inneren — ein äußerst feines Netzwerk, dessen Fäden zwar außerordentlich zart und dünn sind, aber doch — wie aus ihrem Färbungsvermögen hervorgeht — deutlich chromatinhaltig. Die Maschen dieses Netzes sind relativ

eng, und die Knotenpunkte treten überall als ganz kleine Verdickungen auf dem Fadenwerk hervor (Fig. 33).

Der Nucleolus wurde schon während der ersten Auflösung der Chromosomen in derselben Weise wie in den Oogonien gebildet und er wird auf diesem Stadium, das ich als *Praesynapsis* bezeichnen möchte, oberflächlich im Kern gefunden — eine Lage, die er während der ersten Periode der Oocytengeneration stets beibehält.

Das Stadium des feinen Chromatinnetzes ist nur von kurzer Dauer, und bald sieht man in demselben einzelne Fadenzüge vor den übrigen hervortreten (α und α Fig. 33). Diese Fädchen erscheinen ganz unerheblich dicker und stärker gefärbt als die übrigen Teile des Netzwerkes; doch würden sie durch diese Eigenschaften kaum die Aufmerksamkeit auf sich ziehen können, wenn nicht gleichzeitig auch die sie kreuzenden Fäden des Netzwerkes an Färbbarkeit abgenommen hätten. — Es scheint, als ob das Chromatin jetzt beginnt, sich von der feinen netzförmigen Verteilung auf einzelne Fadenzüge zurückzuziehen, und es läßt sich schon jetzt ein gewisser Parallelismus zwischen den letzteren nachweisen.

Ein solcher tritt bald deutlicher hervor und man sieht dann auch (Fig. 34—36), wie sich je 2 parallel verlaufende Fädchen einander nähern, indem die sie verbindenden Lininfädchen verkürzt werden.

Es ist dies das Stadium einer paarweisen *Konjugation* der Chromatinfädchen und es entspricht zeitlich dem von MOORE (1896) als *Synapsis* bezeichneten Zustand des jungen Oocytenkernes.

Das feste Zusammenballen des Chromatins, das diesem Namen zu Grunde liegt, kommt auch bei *Enteroxenos* bei vielen der in Sublimat fixierten Präparate vor und es scheint, als ob eben diese Stadien der feinsten netzförmigen Verteilung des Chromatins und der dünnen Fädchen weniger widerstandsfähig gegen die Reagentien sind als die übrigen Stadien dieser Zellgeneration.

Wie an anderer Stelle erwähnt worden ist, hat sich auch gerade bei diesen Stadien ein Unterschied zwischen den männlichen und den weiblichen Keimzellen geltend gemacht, indem die ZENKERSche Flüssigkeit wohl bei den dicht liegenden Oocyten ganz klare Bilder gibt, aber auf den in der Hodenblase freiliegenden Spermatocyten eine zu starke Wirkung übt, indem sie zu einem völligen Zusammenfluß des Chromatins an der einen Seite des Kernes führt.

Der in Fig. 34 abgebildete Kern scheint mir für eine Analyse der Vorgänge während der Synapsis von besonderem Interesse zu sein. Dieser Kern zeigt nämlich einen Unterschied zwischen seiner oberen und unteren Hälfte; in der oberen Hälfte stimmt die Verteilung des Chromatins noch mit dem in Fig. 33 gegebenen Bild überein, in der unteren mit Bildern späterer Stadien.

Dort besteht noch die alte netzförmige Verteilung des Chromatins im Kern, doch zeichnen sich schon bei genauer Betrachtung einzelne Fadenzüge vor den Umgebungen aus. Solche sind z. B. die beiden Fädchen α und α der Fig. 34, und bei einer Verfolgung dieser Fädchen nach unten sieht man, wie der Abstand zwischen ihnen immer kürzer wird, bis sie zuletzt dicht nebeneinander liegen und als feiner Doppelfaden ihren Verlauf in die untere Hälfte des Kerns fortsetzen. Hier hat die netzförmige Verteilung des Chromatins völlig aufgehört, indem es sich von den Maschen des früheren Netzwerkes zu feinen geschlängelten Fädchen zurückgezogen hat, die schon hier in ihrer ganzen Länge paarweise konjugiert sind.

Zwischen den chromatischen Doppelfädchen sieht man noch überall ein feines Liningerüst ausgespannt, in derselben Anordnung wie das frühere Chromatinnetz, nur hat es jetzt seine Färbbarkeit völlig eingebüßt und hebt sich nur durch das stärkere Lichtbrechungsvermögen von dem auch farblosen Kernsaft ab.

Die Knotenpunkte des früheren Netzwerkes sind noch an den Chromatinfädchen deutlich sichtbar als kleine Verdickungen, von welchen überall Lininfäden austreten. Es ist von Interesse zu bemerken, daß diese Knotenpunkte auf den beiden Komponenten eines Doppelfadens einander stets genau gegenüber liegen.

Dieses genaue Zusammenpassen der Knotenpunkte je zweier konjugierenden Chromatinfädchen kommt erst während der Annäherung derselben zu stande. Wenn die Fädchen zuerst aus dem Chromatinnetz hervortreten, ist noch in dieser Beziehung zwischen je 2 parallel verlaufenden Nachbarfädchen keine durchgehende Uebereinstimmung vorhanden ($\alpha-\alpha$ Fig. 34) und es scheint daher, als ob während der Annäherung der konjugierenden Fädchen eine Streckung einzelner Partien derselben stattfinde, bis die Knotenpunkte ihre endliche Lage erreichen.

Welcher Art die Kräfte sind, die die Konjugation der Chromatinfädchen bewirken und wo sie in erster Instanz ihren Sitz haben — dies sind Fragen, die wohl kaum durch eine morphologische Untersuchung eine Beantwortung erwarten können. Doch glaube

ich aus der eben besprochenen Einstellung der Knotenpunkte schließen zu dürfen, daß die Annäherung der Fädchen durch eine Kontraktion der sie verbindenden Teile des Liningerüsts zunächst vermittelt wird. Dadurch würden die Knotenpunkte zu einer Annäherung gezwungen werden, wenn sie auch zuvor einander nicht genau gegenüber lagen.

Eine völlige Verschmelzung der Chromatinfädchen geschieht in der Synapsis nicht. Ueberall, wo die Doppelfädchen von der Fläche gesehen werden, tritt auch ihre Doppelheit deutlich hervor, und wo die Enden derselben frei im Kernraum hervorragen (*c* Fig. 34—39), weichen ihre beiden Komponenten meistens deutlich auseinander. Die von ihren verdickten Endknoten austretenden Lininfädchen gehen hier kontinuierlich in das netzförmige Gerüst über, das noch überall im Kernraum verbreitet erscheint. Dagegen haben sich die verdickten Knotenpunkte der mittleren Strecken der Doppelfädchen einander sehr oft bis zur Berührung genähert.

Was die Lage der Chromatinfädchen im Kern anbelangt, ist zuerst zu bemerken, daß auf keinem Stadium ein zusammenhängender Fadenknäuel existiert. Schon bei ihrem ersten Erscheinen in dem Netzwerk des jungen Oocytenkerns treten die Chromatinfädchen als deutlich begrenzte Fadenstücke hervor, die entweder mit beiden Enden an der Kernmembran oder mit dem einen Ende hier und dem anderen am Nucleolus befestigt sind (Fig. 34 *d*; Fig. 35, 40 etc.) oder endlich mit einem oder mit beiden Enden frei im Kernraum endigen (*c* u. *e* Fig. 34—40). Im letzteren Fall sieht man nicht selten, daß die freien Enden eines Doppelfädchens zusammengebogen sind, und daß in dieser Weise Schlingen oder Ringbildungen entstehen (*e* Fig. 38—40).

In vielen Fällen — doch keineswegs immer — zeigen die Chromatinfädchen nach der Konjugation eine polare Anordnung (Fig. 37 u. 42), indem ihre Befestigung an der Kernmembran wesentlich an der den Centrosomen zugekehrten Hälfte derselben stattfindet. Viel öfter scheint dagegen eine völlig regellose Verteilung der Doppelfädchen im Kern vorzukommen.

Nach der vollendeten Konjugation, in den Stadien der Fig. 37 bis 42, die unter dem Namen Postsynapsis zusammengefaßt werden können, nehmen die Doppelfädchen sowohl an Länge als besonders auch an Dicke sehr erheblich zu. Diese Zunahme des Chromatins geht in den Oocyten weit über die Grenze des normalen Heranwachsens der Chromosomen zwischen je 2 Zell-

teilungen hinaus, und auch die Kernvakuole nimmt während dieser Zeit rasch an Größe zu.

Mit dem in Fig. 42 abgebildeten Stadium ist wohl der relativ größte Chromatinreichtum der Oocytenkerne erreicht, und es treten jetzt in der Anordnung der Doppelfädchen Veränderungen ein, die den Uebergang vermitteln zwischen der ersten Periode dieser Zellgeneration, die in der Konjugation der Chromatinfäden ihren Schwerpunkt hat, und der zweiten, die als eine „Wachstumsperiode“ der Oocyten im eigentlichen Sinne des Wortes bezeichnet werden kann.

Die polare Anordnung der Chromatinfädchen wird — wo eine solche vorhanden war — aufgegeben. Sie nehmen jetzt eine oberflächliche Lage im Kern ein (Fig. 43—45). Auch das Aussehen der einzelnen Fädchen wird allmählich verändert. Die Knotenpunkte, die auf dem Stadium des maximalen Chromatinreichtums der Fädchen kaum sichtbar waren, treten jetzt wieder immer deutlicher hervor, indem die dazwischenliegenden Strecken der Doppelfädchen dünner werden.

Diese Veränderungen bilden die Einleitung zu einer zweiten netzförmigen Verteilung des Chromatins im Oocytenkern. Es sammelt sich zuerst an den Knotenpunkten der Fädchen, um sich von diesen weiter über die feinen Linienbrücken auszubreiten, die wahrscheinlich die ganze Zeit zwischen den Chromatinfäden ausgespannt gewesen sind, wenn sie auch nicht auf allen Stadien der Postsynapsis nachweisbar waren.

Die Figg. 47—48 zeigen Oocytenkerne, in denen die chromatischen Doppelfädchen nur noch stellenweise sichtbar sind, während sich das Chromatin größtenteils zu einem oberflächlich im Kern gelegenen grobmaschigen Netzwerk verbreitert hat.

Die zuletzt besprochenen Stadien vermitteln, wie erwähnt, den Uebergang zwischen beiden Perioden in der Entwicklung der Oocyten, und sie könnten insofern der Wachstumsperiode zugerechnet werden, als eine Dotteransammlung im Cytoplasma schon von dem Stadium der Fig. 44 an vor sich geht. Wenn ich sie doch der ersten Periode zurechne, so geschieht dies aus zwei Gründen, erstens weil alle bis jetzt besprochenen Stadien der Oocyten bei einem und demselben Individuum vorgefunden werden können, also eine kontinuierliche Reihe rasch aufeinander folgender Veränderungen repräsentieren, und zweitens weil im Verhältnis des Nucleolus mit dem Stadium der Fig. 48 ein Uebergang von dem typischen Verhalten der Postsynapsis zu demjenigen der Wachstumsperiode stattfindet.

Ehe ich jedoch zu dem Verhalten des Nucleolus übergehe, möchte ich noch die Frage nach der morphologischen Bedeutung der Chromatinfädchen etwas näher erörtern.

Sind die dünnen Chromatinfädchen, die aus dem Kernnetz herausdifferenziert wurden, und die wir später kontinuierlich verfolgt haben, schon als individualisierte Chromosomen zu betrachten, die als solche konjugiert haben, um nachher ein starkes Wachstum zu erleiden? Oder sind sie vielleicht nur als ein Ausdruck eigentümlicher Umbildungen im gesamten Kernnetz aufzufassen, deren Resultat sich erst später in der Anzahl und dem Bau der Chromosomen erkennbar machen wird?

Ganz sicher läßt sich nach meinen Beobachtungen diese Frage nicht beantworten, doch möchte ich nicht unterlassen, auf einige Tatsachen aufmerksam zu machen, die zu Gunsten der ersten Auffassung sprechen, nach der die einzelnen Chromatinfäden als Chromosomen aufzufassen wären.

Wie schon erwähnt, existiert in den Oocytenkernen zu keiner Zeit ein zusammenhängender Fadenknäuel, sondern immer nur getrennte Fädchen von ungleicher Länge. Die Lage dieser Fädchen im Kern und ihre Beziehungen zur Kernmembran oder zum Nucleolus scheinen von ihrer Stellung in dem präsynaptischen Kernnetz bestimmt zu werden, und nach der vollendeten paarweisen Konjugation scheinen die Doppelfädchen während aller Stadien der Postsynapsis einander gegenüber eine völlige Unabhängigkeit zu bewahren.

Eine Zählung der Doppelfädchen ist jedoch wegen ihrer dichten Lage und ihres unregelmäßigen Verlaufes im Kern außerordentlich schwierig, und wie ich schon in einer vorläufigen Mitteilung (1905) erwähnt habe, ist mir eine sichere Zählung überhaupt nur einmal gelungen. Es verdient aber bemerkt zu werden, daß in diesem einen Fall (Fig. 42) die Zahl der Doppelfädchen 17 ausmachte, also genau die Hälfte der Chromosomenzahl der Oogonien und dieselbe Zahl, die vor der ersten Reifungsteilung wieder zum Vorschein kommt. Auch die Größenverhältnisse der Doppelfädchen lassen sich mit denjenigen der Chromosomen der Oogonien und der Reifungsteilungen in Einklang bringen. Es sind 4 lange Doppelfädchen (1—4 Fig. 42) vorhanden und ebenso auch 4 ganz kurze (14—17), während die übrigen von mittlerer Größe sind. (In den Oogonien wurden, wie früher erwähnt, 8 große, 8 kleine und 18 mittlere Chromosomen vorgefunden.)

Diese Zahlenverhältnisse, auf Grundlage nur einer einzigen Zelle gewonnen, genügen natürlich nicht, um die Chromosomen-natur der Doppelfädchen festzustellen, wenn sie auch zu Gunsten einer solchen Annahme angeführt werden können. Sie werden übrigens durch die Beobachtungen MONTGOMERY's wesentlich gestützt, der bei Amphibien (1903) und Arthropoden (1905) in der Postsynapsis ähnliche Zahlenverhältnisse nachweisen konnte.

Auch ein anderer Umstand könnte als Stütze für die Auffassung dienen, daß die Doppelfädchen der Postsynapsis bei *Enteroxenos* individualisierte Chromosomen repräsentieren. In den normalen Kernen kommen frei liegende Chromatinfädchen nur vereinzelt vor, während die meisten an dem Nucleolus oder der Kernmembran befestigt sind. Doch habe ich auch 2 Kerne gesehen, in denen die freie Lage der Fädchen vorherrschend war (Fig. 38 u. 41); und hier könnte man sich kaum der Auffassung erwehren, daß wirklich getrennte Chromosomen vorliegen. Diese beiden Kerne sind zwar nicht normal, aber ihre Abnormität scheint sich nur auf die Befestigung der Chromosomen zu beziehen und nicht auf ihren Bau, was aus ihrer Aehnlichkeit mit den Chromosomen anderer Zellgenerationen hervorgeht. Der ältere Kern (Fig. 41) ist mit seinen ausgewachsenen Chromosomen den Spermatocytenkernen ähnlich, und die noch ganz jungen Chromosomen der Fig. 38 zeigen eine auffallende Uebereinstimmung mit denjenigen, die nach Abschluß der ersten Reifungsteilung im Ei und in der Polocyte vorkommen (siehe Taf. XXII, Fig. 131—135).

Auf Grundlage der eben angeführten Beobachtungen bin ich geneigt, die Chromatinfädchen der jungen Oocytenkerne als individualisierte Chromosomen zu betrachten, die in einer Anzahl von 34 in dieselben eingetreten sind, die aber paarweise konjugiert haben, so daß in den heranwachsenden Oocytenkernen Doppelfädchen in der halben Anzahl vorgefunden werden. Nachdem jedes dieser Doppelchromosomen während der Postsynapsis stark an Größe zugenommen hat, fangen sie wieder die Bildung eines chromatischen Kernnetzes an, das während der ganzen Wachstumsperiode der Oocyten bestehen bleibt.

Das Verhalten des Nucleolus während dieser Periode möchte ich noch ganz kurz beschreiben. Meine Untersuchung war in diesem Punkte nicht so viel auf den Bau und die Bedeutung des Nucleolus selbst, als auf das Verhältnis zwischen demselben und den Chromosomen gerichtet. Und da mir die Beantwortung dieser Frage schon durch ein genaues Studium meiner Eisen-

hämatoxylinpräparate klar wurde, habe ich für das Studium des Nucleolus keine eigene Färbetechnik angewendet. Doch hat es sich hier als dringend notwendig erwiesen, die Resultate der ZENKER-Präparate durch einen Vergleich mit HERMANN-Material zu kontrollieren.

Der Nucleolus tritt in der jungen Oocyte — wie auch in den Oogonien — zuerst nur als ein besonders großer Knotenpunkt im Kernnetz hervor. Derselbe nimmt rasch an Größe zu, seine Oberfläche ist (in HERMANN-Präparaten) glatt abgerundet und im Innern zeigt er schon früh (Fig. 42a) einzelne kleine Vakuolen, die später sowohl an Zahl wie auch an Größe zunehmen (Fig. 45a).

Solange das Chromatin im Oocytenkern in deutlich getrennten Fädchen angeordnet ist, sind dieselben immer in wechselnder Anzahl an dem Nucleolus befestigt und dieser behält im Kern eine oberflächliche Lage.

Wenn aber beim Uebergang zur Wachstumsperiode der Oocyten die Chromatinfäden sich wieder auflösen, dann wird auch ihre Verbindung mit dem Nucleolus gelockert, und dieser löst sich endlich (Fig. 48) ganz von denselben los und sinkt von seiner oberflächlichen Lage ins Innere des Kerns hinein. Die Doppelfädchen aber, die früher am Nucleolus befestigt waren, bleiben noch immer unter sich in Verbindung stehen, und diejenige Stelle der Kernoberfläche, wo sich der Nucleolus früher befand, wird später während der ganzen Wachstumsperiode durch einen Chromatinknoten (*kn* Fig. 48) bezeichnet, von dem stets eine Anzahl chromatischer Doppelfädchen ausstrahlen.

Der Nucleolus wird von jetzt an immer bei mittlerer Einstellung im Kern gefunden, von einem zarten Liningerüst umgeben, aber ohne Verbindung mit dem chromatischen Kernnetz, das oberflächlich im Kern ausgebreitet ist.

II. Wachstumsperiode. In dem Hineinsinken des Nucleolus ist ein Moment zu ersehen, das den Uebergang vom Kern der Postsynapsis zu dem „Wachstums-kern“ — wie ich im folgenden den Kern der Wachstumsperiode kurz benennen werde — bezeichnet.

Während die komplizierten Veränderungen der ersten Periode des Oocytenkerns relativ sehr rasch vollzogen werden, finden wir im Gegensatz dazu in der Struktur des Wachstums-kerns eine außerordentliche Stabilität.

Die Wachstumsperiode dauert sehr lange, während des ganzen

Wachstums des Tieres von 20 mm Länge bis zur Geschlechtsreife (ca. 80 mm), und wenn man von dem Größenunterschied absieht, so geben die Wachstumskerne aller Altersstufen immer dasselbe Bild: ein grobmaschiges Chromatinnetz, oberflächlich im Kern gelegen, in dessen Fäden eine Doppelheit oft nachweisbar ist, und in dem ein chromatischer, auch oberflächlich gelegener Knotenpunkt deutlich hervortritt, und endlich im Inneren des Kerns ein großer Nucleolus.

Der letztere zeigt bald nach dem Einsinken ins Innere des Kerns ein verändertes Verhalten zu den von mir benutzten Fixationsflüssigkeiten. Während auf früheren Stadien ein auffallender Unterschied sich nach Fixation mit HERMANN'S und ZENKER'S Flüssigkeit geltend machte, ist dies jetzt nicht mehr der Fall. Auch die mit ZENKER'Scher Flüssigkeit fixierten Nukleolen haben jetzt ihre runde Form und glatte Oberfläche bewahrt und werden auch nicht mehr von Eisenhämatoxylin so stark gefärbt wie auf früheren Stadien, sondern lassen ihre innere Struktur wohl hervortreten.

Der Kern nimmt während der Wachstumsperiode noch stark an Größe zu (vergl. Taf. XVI, Fig. 4—5) und auch die Chromatinmenge des Kernnetzes hält mit diesem Wachstum ungefähr gleichen Schritt, was auch dazu beiträgt, daß die Wachstumskerne aller Altersstufen so gleich aussehen.

Die Veränderungen im Bau des Ovariums und damit auch in der Anordnung und Lage der Oocyten während der Wachstumsperiode sind schon im ersten Abschnitt dieser Arbeit beschrieben worden. Und da ich auf die Dotterbildung hier nicht eingehen möchte, bleibt nur noch eine Besprechung des Verhaltens der Centrosomen dieser Zellgeneration übrig.

Darüber ist nicht viel zu sagen. Bei der letzten Oogonienteilung traten in jede Oocyte zwei kleine dicht aneinander liegende Centrosomen hinein, die in der Nähe der Kernmembran ihre Lage hatten. Wie in den Oogonien findet man auch hier keine deutliche Sphäre um die Centrosomen herum, und es ist daher oft nicht möglich, dieselben mit Sicherheit zu erkennen. Doch habe ich in vielen Fällen zwei kleine Körnchen dicht an der Kernmembran in einer solchen Lage vorgefunden, daß ich nicht bezweifeln konnte, die Centrosomen vor mir zu haben (Fig. 34, 46, 48). Zuweilen sieht man auch um diese Körnchen herum eine etwas verdichtete Zone des Cytoplasma, und ihre Lage, sowie auch ihre Größe stimmen ganz mit den Verhältnissen der sicher er-

kennbaren Centrosomen der ersten Reifungsteilung überein (vergl. Fig. 48, 49, 52).

Spermatocyten I.

Nach der eingehenden Erörterung der Kernverhältnisse bei den Oocyten kann ich mich in Bezug auf die Spermatocyten kurz fassen.

Auf Taf. XXIII, Fig. 157—166 sind (nach HERMANN-Präparaten) einige charakteristische Stadien der Spermatocyten I. Ordnung dargestellt, in demselben Maßstabe ausgeführt wie die entsprechenden der Oocyten (Taf. XVII).

Auffallend ist zuerst die völlige Uebereinstimmung in der Kerngröße beider Zellarten (vgl. Fig. 30 mit Fig. 157, Fig. 32—37 mit Fig. 158—162) und dann auch die Aehnlichkeit der Umbildungen des Chromatins in den jungen Kernen.

In die Spermatocyten treten — wie auch bei den Oocyten beschrieben — eine Anzahl völlig getrennter, ungleich großer Chromosomen ein. Dieselben lösen sich, unter Bildung eines oberflächlich im Kern gelegenen Nucleolus, in ein feines chromatisches Kernnetz auf (Fig. 159). In diesem feinen Netzwerk treten bald einzelne Fadenzüge deutlicher hervor, die sich paarweise einander nähern, bis sie sich der Länge nach berühren (Konjugation der Chromosomen, Fig. 160—161).

Auch in den Spermatocyten findet sich kein zusammenhängender Fadenknäuel, sondern die kürzeren und längeren Doppelfädchen, die nach vollendeter Konjugation alles Chromatin des Kernes in sich enthalten, sind teils mit beiden Enden auf der Kernmembran befestigt, teils mit dem einen Ende hier, dem anderen auf dem Nucleolus oder endigen auf einer oder auf beiden Seiten frei im Kernraum (Fig. 161—162).

Mit Fig. 180 sind wir bis zu einem Stadium der Spermatocyten gelangt, das etwa dem zwischen Fig. 37 und 39 liegenden Stadium der Oocyten entspricht. Von jetzt an geht die Entwicklung beider Zellarten nicht mehr parallel.

In den Oocyten folgt diesem Stadium ein starkes Wachstum, sowohl der einzelnen Doppelfädchen wie auch des ganzen Kernes, sowie eine Verbreiterung des Chromatins zu einem oberflächlichen Netz im Wachstumskern. In den Spermatocyten dagegen wird das Chromatin jetzt direkt zu der ersten Reifungsteilung vorbereitet, ohne daß eine „Wachstumsperiode“ in seiner Zellgeneration eingeschaltet wird.

Die Doppelfädchen nehmen jedoch auch hier nicht unerheblich an Dicke zu (Fig. 162—164), wenn auch lange nicht so sehr wie diejenigen der Oocyten (vgl. Fig. 163 mit Fig. 42); die Kernmembran weist aber bei den Spermatocyten keine wesentliche Größenzunahme auf.

Die Verbindung zwischen dem oberflächlich gelegenen Nucleolus und den Doppelfädchen entspricht auch völlig derjenigen der jungen Oocyten. Gegen Ende dieser Spermatocyten-Generation wird jedoch diese Verbindung immer lockerer (Fig. 163), bis kurz vor der Auflösung der Kernmembran der Nucleolus plötzlich verschwindet; ein ähnliches Verschwinden des Nucleolus wurde schon bei der Besprechung der Oogonien erwähnt, und auch in den Oocyten werden wir vor der ersten Reifungsteilung denselben Prozeß wiederfinden.

Die Centrosomen sind während der ganzen Spermatocyten-Generation nachweisbar als zwei in der Nähe der Kernmembran liegende Körnchen (Fig. 158—164).

Auch in Bezug auf die Centrosomen herrscht also zwischen den jungen Oocyten und den Spermatocyten eine völlige Uebereinstimmung.

Besprechung der Resultate in Betreff Synapsis und Wachstum.

Es ist von Bedeutung, zwischen dem Verhalten des Chromatins bei den Oocyten und den Spermatocyten einen Vergleich anzustellen. Erst dadurch läßt sich sicher entscheiden, welche Umbildungen des Chromatins für die Keimzellen als solche charakteristisch sind und welche der speziellen Entwicklung der männlichen resp. der weiblichen Keimzellen angehören.

Ein solcher Vergleich zeigt, daß die ersten Entwicklungsschritte, die sich die um Konjugation der Chromosomen gruppieren, für beide Geschlechter gemeinsam sind, und diese Entwicklungsschritte gewinnen dadurch eine fundamentale Bedeutung.

Während jetzt aber in den männlichen Keimzellen die Aufgabe dieser Zellgeneration vollendet ist, — es werden hier bald die Vorbereitungen zur ersten Reifungsteilung getroffen, — so treten die Oocyten jetzt in eine zweite Phase ihrer Entwicklung ein, in die Wachstumsperiode, die gerade für die weiblichen Keimzellen charakteristisch ist.

Diese Periode wird mit einem weit über das gewöhnliche Maß hinausgehenden Wachstum des Chromatins eingeleitet, während es noch in deutlich getrennte Doppelfädchen eingeordnet ist.

Dann folgt zum zweiten Mal in dieser Zellgeneration eine netzförmige Verteilung des Chromatins im Kernraum, mit der gleichzeitig auch ein starkes Wachstum im Cytoplasma anfängt, das sich durch Vergrößerung des Zelleibes und durch Ablagerung einer rasch steigenden Anzahl großer Dotterkörnchen im Cytoplasma kund gibt.

Am Ende dieser Periode sind die Kerne der Oocyten denjenigen der Spermatocyten anscheinend so ungleich, wie nur möglich, die ersteren sehr groß und mit netzförmig verteiltem Chromatin, die letzteren mit weit geringerer Chromatinmenge in einer Anzahl zierlicher Doppelfädchen angeordnet.

Um so mehr Interesse muß daher die Erscheinung beanspruchen, die im folgenden Kapitel näher besprochen werden soll, daß vor der ersten Reifungsteilung durch eine plötzliche Revolution der Oocytenkerne wieder das alte Verhältnis der völligen Gleichheit beider Kernformen hergestellt wird, eine Gleichheit, die sich während der Reifungsteilungen erhält, so daß nach der Befruchtung die beiden Vorkerne einander zur Verwechslung ähnlich sind.

Die Veränderungen, die in den Oocytenkernen vor sich gehen, ohne in den Kernen der Spermatocyten ein Seitenstück zu finden, scheinen also nach dem Obenstehenden über die Wachstumsperiode hinaus keine Bedeutung zu haben.

Es fragt sich nun noch, ob die im obigen beschriebenen Resultate nur für *Enteroxenos* ihre Gültigkeit haben, oder ob auch bei anderen Tieren Beobachtungen gemacht worden sind, die auf eine allgemeine Bedeutung der bei *Enteroxenos* beschriebenen Verhältnisse zu schließen erlauben, eine Frage, die sich nach Betrachtung der Literatur über diese Zellgeneration bejahend beantworten läßt.

Bei einer Zusammenfassung der Literatur über die während der Synapsis sich abspielenden Vorgänge würde man noch keine lange Reihe von Arbeiten aufstellen können¹⁾. Ein dichter Chromatinknäuel, wie der von MOORE (1896) bei Selachiern mit dem Namen Synapsis belegte, ist wohl auch mehrmals von anderen Autoren und an den verschiedensten Objekten beschrieben und abgebildet worden; aber erst mit den verbesserten Fixationsmethoden der letzten Jahre könnte der Versuch gelingen, die während der Synapsis sich abspielenden Vorgänge weiter zu analysieren.

1) Die nach dem Eingehen meines Manuskriptes erschienenen Arbeiten können hier nicht berücksichtigt werden.

Nachdem schon früher von BRAUER (1892a) und von SABASCHNIKOFF (1897) eine solche Analyse (mit voneinander abweichenden Resultaten) bei den Spermatocyten und Oocyten von *Ascaris* versucht worden war, wurden auch bei den Säugetieren gleichzeitig von SCHOENFELD (1901) und von VAN WINIWARTER (1901) die wichtigen Vorgänge dieser Zellgeneration untersucht.

Der letztere Forscher hat nach Untersuchungen der Oocyten verschiedener Säugetiere zuerst den Gedanken ausgesprochen, daß in den Doppelfädchen der Postsynapsis „l'expression de l'acolement antérieur de deux filaments distincts“ zu ersehen sei. — Diese Hypothese wurde von VAN WINIWARTER nur als die wahrscheinlichste dreier verschiedener Möglichkeiten erwähnt, ihre Gültigkeit ist aber später von anderen Autoren durch direkte Beobachtungen konstatiert worden.

A. und K. E. SCHREINER liefern in ihrer eben erschienenen ausführlichen Arbeit (1905) über *Myxine* nicht nur eine Bestätigung von VAN WINIWARTER's Hypothese, sondern haben durch eingehende Untersuchungen und durch ihre künstlerisch ausgeführten Abbildungen, in welchen die komplizierten Verhältnisse der jungen Spermatocytenkerne deutlich zu Tage treten, zum ersten Mal die früher so geheimnisvollen Vorgänge der Synapsis wirklich klargelegt.

Diese Arbeit kam mir erst nach dem Niederschreiben der vorhergehenden Abschnitte in die Hände, und ich möchte hier auf die durchgehende Uebereinstimmung unserer Resultate in Betreff der Vorgänge der Synapsis aufmerksam machen.

Trotzdem unsere Untersuchungen an so verschiedenen Objekten ausgeführt wurden, wie die Spermatocyten eines Wirbeltieres und die Oocyten einer Gastropode, so ergeben sie doch beide in diesem Punkt dieselben Hauptresultate, eine außerordentlich feine Verteilung des Chromatins im jungen Kern, das Hervortreten parallel verlaufender Fädchen und endlich eine paarweise Konjugation dieser Fädchen.

Auch an Punkten, die im voraus als nebensächlich erscheinen möchten, zeigt sich eine ähnliche Uebereinstimmung. Die einzelnen Chromatinfädchen werden z. B. bei SCHREINER (p. 227) als „von einer einigermaßen regelmäßigen Reihe ungefähr gleich großer Chromatinkörner aufgebaut, die durch chromatinärmere Partien miteinander verbunden sind“ charakterisiert, also dasselbe Bild wie bei *Enteroxenos*, wo die Chromatinfädchen in gewissen Abständen verdickte Knotenpunkte zeigen. Und weiter wird auch für

Myxine erwähnt, daß, „wo sich zwei Fäden parallel zu einander legen, — — — die einzelnen Körner der Fäden in ihrer Lage einander genau entsprechen, so daß sie während des weiteren Sichaneinanderlegens der Fäden in dem Doppelfaden paarweise zu liegen kommen“, und daß „von den verdickten Teilen der Fäden außerordentlich feine, achromatische Fäden ausgehen“.

Ein ähnliches Zusammenpassen der verdickten Partien beider Komponenten eines Doppelfadens ist auch schon früher bei Säugetieren von VAN WINIWARTER (1901) und bei Thysanozoon von SCHOCKART (1902) nachgewiesen. Der letztere Autor sieht hierin einen Beweis dafür, daß die Doppelheit der Chromatinfädchen nicht durch Aneinanderlegen zweier getrennter Fädchen, sondern vielmehr durch Spaltung eines einfachen zu stande gekommen sei.

Bei Enteroxenos ließ sich aber, wie aus meiner obigen Beschreibung hervorgeht, verfolgen, wie die Annäherung der Chromatinfädchen mit einer Verkürzung der zwischen ihnen ausgespannten Lininfasern parallel verlief, und als eine notwendige Folge dieser Verkürzung mußte auch ein Zusammenpassen der Knotenpunkte erfolgen.

Bei Myxine scheint nach SCHREINER eine polare Einstellung der Chromatinfädchen während der Synapsis die vorherrschende zu sein, die „durch eine anziehende Wirkung des Zentralapparates auf die Chromosomen“ bewirkt worden sein soll.

Bei Enteroxenos trat eine solche nur relativ selten hervor, und dies mag vielleicht — zusammen mit dem Mangel einer Sphäre — darauf hindeuten, daß die Centrosomen bei Enteroxenos während dieser Periode eine größere Passivität zeigen als wie bei Myxine. Es mag wohl sein, daß eine polare Einstellung auf die Konjugation der Chromatinfädchen fördernd wirken könnte; doch kann sie nach einem Vergleich mit den Verhältnissen bei Enteroxenos kaum als ein wesentliches Moment bei diesem Vorgang betrachtet werden.

Es scheint nach dem Obigen in Betreff der wichtigen Vorgänge der Synapsis eine fundamentale Uebereinstimmung zwischen systematisch so weit entfernten Tierformen, wie die Säugetiere (VAN WINIWARTER), Myxine (SCHREINER) und Enteroxenos zu bestehen, und man wird daher geneigt, der bei diesen Formen nachgewiesenen parallelen Konjugation der Chromosomen eine generelle Bedeutung beizulegen.

Doch findet man in der Literatur auch widersprechende Angaben. Unter diesen sind in erster Reihe die Arbeiten von

MONTGOMERY (1898—1904) und von SUTTON (1902) zu erwähnen, denen später auch andere Forscher (FOOT and STROBELL 1905 und DUBLIN 1905) folgten.

In diesen Arbeiten wird wohl auch eine Konjugation der Chromosomen behauptet, doch keine parallele, sondern eine „end to end“.

Doch muß ich A. u. K. E. SCHREINER unbedingt beistimmen, wenn sie sagen, daß die Bilder MONTGOMERYS die Richtigkeit seiner Darstellung nicht vollkommen beweisen können, da er bis jetzt nicht die frühesten Stadien der Synapsis gebracht habe.

Und was SUTTONS Angaben anbelangt, so muß die ausführliche Abhandlung abgewartet werden, ehe seine Schlüsse in Betreff der Konjugationsweise der Chromosomen unbedingtes Zutrauen gewinnen können; seine bis jetzt veröffentlichten Abbildungen können, meiner Meinung nach, ebenso gut zu Gunsten einer parallelen Konjugation, wie in der von ihm angenommenen Weise, gedeutet werden.

Jedenfalls zeigen doch diese widersprechenden Angaben, daß es verfrüht sein würde, schon jetzt etwas Generelles über die Konjugation der Chromosomen auszusprechen, und nur eingehende Untersuchungen möglichst vieler Formen werden zuletzt die Entscheidung ermöglichen, ob eine Konjugation der Chromosomen überall stattfindet, und wie sie in ihren Einzelheiten verläuft.

Ueber die physiologische Bedeutung der Konjugation herrscht doch schon eine erfreuliche Uebereinstimmung, die in eine Reihe einander ergänzender Beobachtungen verschiedener Forscher begründet ist.

Schon 1890 wurde von BOVERI gezeigt, daß „die Reduktion der Chromosomenzahl in den Oo- bzw. Spermatocyten I. Ordnung erfolgt“; die Chromosomen treten nämlich in diese Zellgeneration in voller Anzahl ein, aber schon vor der ersten Reifungsteilung zeigt sich ihre Zahl auf die Hälfte reduziert. Von HENKING (1891) wurde — nach Untersuchungen an Insekten — diese Reduktion als „eine paarweise Verklebung der Chromosomen“, beschrieben, ein Vorgang, der von BOVERI (1892) als eine Konjugation der Chromosomen bezeichnet wurde.

In den zahlreichen Arbeiten über Reifungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen, die in den folgenden Jahren erschienen sind, hat der Gedanke einer vor den Reifungsteilungen eintretenden Konjugation der Chromosomen zunächst keine wesentliche Stütze bekommen. Auch wurden hier diese schwierigen Fragen in so ab-

weichender Weise beantwortet, daß eine generelle Lösung des Reduktionsproblems immer ferner zu rücken schien.

Da erschien, in demselben Jahre, in welchem VAN WINIWARTER seinen wichtigen Beitrag zur Lösung der morphologischen Rätsel des Synapsisstadiums geliefert hat, eine Arbeit von MONTGOMERY (1901 b), der eine für unsere Auffassung des Reduktionsproblems grundlegende Bedeutung zugelegt werden muß. Er hat hierin (p. 223) die Synapsis als „the stage of the conjugation of the chromosomes“ bezeichnet, und auf Grundlage eigener Beobachtungen über Größenunterschiede der Chromosomen, sowie auch der Resultate anderer Autoren, konnte er die Hypothese aufstellen „that in the synapsis stage is effected a union of paternal with maternal chromosomes, so that each bivalent chromosome would consist of one univalent paternal chromosome and one univalent maternal chromosome“. — — „From this standpoint the conjugation of the chromosomes in the synapsis stage may be considered the final step in the process of conjugation of the germ cells.“

Im folgenden Jahr kam BOVERI (1902) nach experimentellen Untersuchungen an Echinodermen zu dem Aufsehen erregenden Resultat, daß bei den Keimzellen dieser Tiere die Chromosomen eines und desselben Kerns einander nicht physiologisch gleichwertig sind, sondern daß ein Zusammenwirken sämtlicher Chromosomen notwendig ist, um ein ganzes Individuum aufzubauen. Diese Beobachtung mußte — wie von BOVERI (1902) in einer kurzen Anmerkung angedeutet und später (1904) ausführlich auseinander gesetzt wurde — auch für unsere Auffassung der Reduktion von großer Bedeutung sein. Die Konjugationsmöglichkeiten der Chromosomen innerhalb einer Keimzelle werden nämlich dadurch in der Weise beschränkt, daß immer nur zwischen physiologisch gleichwertigen, väterlichen und mütterlichen Chromosomen eine Konjugation vorausgesetzt werden darf, wenn eine normale Entwicklung des Tochterindividuum gesichert werden soll.

BOVERIS Entdeckung der physiologischen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen wurde schon in demselben Jahr durch eine ähnliche auf dem Gebiete der Morphologie komplettiert, indem SUTTON (1902) bei einem Insekt, *Brachystola magna*, nachgewiesen hat, daß die 22 Chromosomen der Spermatogonien, die von sehr verschiedener Größe waren, sich der Größe nach in 11 Paaren einordnen ließen, und daß in den Spermatocyten eine Konjugation zwischen je 2 morphologisch gleichwertigen Chromosomen stattfand.

Ein Größenunterschied der Chromosomen war auch schon früher bei anderen Tieren beobachtet (MEVES 1897, MONTGOMERY 1901) und scheint eine weite Verbreitung zu haben. Es liegt daher sehr nahe, die morphologische Verschiedenwertigkeit der Chromosomen als Ausdruck einer physiologischen anzusehen — wie es auch SUTTON (1903) und MONTGOMERY (1904) in späteren Arbeiten getan haben — indem sie in den Vorgängen der Synapsis eine Konjugation zwischen zwei homologen Chromosomen, einem väterlichen und einem mütterlichen, erkennen.

Auch bei *Enteroxenos* stimmen sowohl die Zahlen — als auch die Größenverhältnisse der Chromosomen aufs Beste mit dieser Anschauung überein.

Eine Wachstumsperiode hat sich bei *Enteroxenos* als ein Kennzeichen der weiblichen Keimzellen erwiesen, und es fragt sich jetzt, ob auch hierin ein generelles Verhalten vorliege. Ist ein Stadium mit „Wachstumskeim“ als typisch für die Oocyten zu betrachten, und kommt ein solches bei den Spermatocyten überhaupt nicht vor?

In Bezug auf die letzte Frage ist zu erwähnen, daß in den zahlreichen Arbeiten über die Spermatogenese der verschiedensten Tierformen, noch nie — meines Wissens — eine zweite netzförmige Verteilung des Chromatins im Spermatocytenkern nachgewiesen worden ist¹⁾. Auch scheint in den meisten Fällen das Wachstum der Spermatocyten sehr schwach zu sein, so daß auch in Betreff des Cytoplasmas keine „Wachstumsperiode“ in der Entwicklung der männlichen Keimzellen vorkommt²⁾.

Eine typische „Wachstumsperiode“ scheint also, nach den bis jetzt vorliegenden Angaben, auf die weiblichen Keimzellen beschränkt zu sein, und es bleibt nur noch die Untersuchung übrig, ob sie hier überall vorkommt, und ob sie sich auch immer in der Struktur des Kerns zeigt.

Während die Spermatocyten-Generation sehr oft Gegenstand eingehender cytologischer Untersuchungen gewesen ist, so ist dies

1) Eine Ausnahme wäre vielleicht in den großen Spermatocyten von *Scolopendra* zu ersehen (BLACKMAN 1905).

2) A. u. K. E. SCHREINER haben auch auf diesen Umstand aufmerksam gemacht; sie haben deshalb diese Phase der Keimzellen-Entwicklung nicht als „Wachstums-“, sondern als „Reifungsperiode“ bezeichnet, — eine Bezeichnung, die mir doch nicht glücklich gewählt scheint, da sie leicht zur Verwechselung mit der „Periode der Reifungsteilungen“ führen könnte.

mit den Oocyten nicht der Fall. Diese Tatsache mag wohl gerade darin ihren Grund haben, daß in der Oocytengeneration die Anfangs- und die Endstadien durch die lange Periode des Wachstumskerns voneinander getrennt sind, und wenn auch die direkten Nachweise einer zweiten netzförmigen Verteilung des Chromatins im Oocytenkern noch nicht zahlreich sind (VAN DER STRICHT 1897, VAN WINIWARTER 1901, GIARDINA 1902, SCHOCKAERT 1902, MARÉCHAL 1904 u. á.), so läßt sich doch aus den vielen, in anderen Arbeiten abgebildeten und beschriebenen „Keimbläschen“ mit netzförmig verbreitetem Chromatin der Schluß ziehen, daß der Besitz eines „Wachstumskerns“ als charakteristisch für die Oocyten betrachtet werden kann.

Doch kommen auch sicherlich Tierformen vor, die eine Ausnahme von dieser Regel bilden. So scheint, nach HAECKER (1892 u. 1895) bei Copepoden keine netzförmige Verteilung des Chromatins vor den Reifungsteilungen zu existieren. Und auch bei *Ascaris* scheint es mir — nach mehreren Arbeiten von CARNOY, BOVERI und besonders nach SABASCHNIKOFF (1897) — sehr wahrscheinlich, daß kein typischer Wachstumskern vorkommt.

Eben diese Tiergruppen zeigen aber in ihren Kernverhältnissen auch andere Eigentümlichkeiten, die vielleicht mit dem Fehlen eines Wachstumskerns in Zusammenhang stehen und auf die ich in einem späteren Abschnitt (über Chromatindiminution) zurückkommen werde. Sonst läßt sich auch sehr wohl denken, daß das Vorkommen und die Bedeutung des Wachstumskerns mit dem größeren oder geringeren Dottergehalt der Eier variieren könnte.

Kap. III. Reifungsteilungen.

A. Auflösung des Wachstumskerns der Oocyten.

Am Ende der Wachstumsperiode begegnen wir den Oocyten I als mächtige Zellen, die mittelst ihrer verdünnten basalen Teile an der Ovarialwand befestigt sind (Fig. 5, Taf. XVI). Ihr Cytoplasma ist mit Ausnahme einer kleinen Partie am freien Pol ganz mit großen, durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten Dotterkugeln gefüllt, und der große, kugelige Wachstumskern liegt am freien Pol der Zelle, nur von einer dünnen Cytoplasmaschicht bedeckt.

Der Kern zeigt im großen und ganzen dieselbe Struktur, wie auf dem Stadium am Anfang der Wachstumsperiode, wo wir ihn im vorigen Kapitel verlassen haben. (Vgl. Fig. 48 und Fig. 49;

die letztere Figur ist, wie auch die folgenden Abbildungen, nur halb so stark vergrößert wie die der Taf. XVII.)

Das Chromatin ist an der inneren Oberfläche der Kernmembran auf ein grobmaschiges Netz verteilt, das an einer Stelle einen großen oberflächlich gelegenen Chromatinknoten aufweist (*Kn* Fig. 49). Ein großer Nucleolus liegt im Inneren des Kernes, ohne Verbindung mit dem Chromatinnetz. Er wird jetzt vom Eisenhämatoxylin bedeutend schwächer gefärbt als das Chromatin, und die Vakuolenbildung, die schon vor der Wachstumsperiode in demselben sichtbar war, ist hier viel weiter vorgeschritten. Aus einem Vergleich zwischen dem Nucleolus der Fig. 49, der oberflächlich gesehen ist und demjenigen der Fig. 55a und b, die in optischem Querschnitt und bei verdoppelter Vergrößerung abgebildet sind, geht hervor, daß alle Vakuolen noch oberflächlich im Nucleolus liegen.

Auch die Centrosomen (*C* Fig. 49) zeigen noch keine wesentlichen Veränderungen. Während sie am Anfang der Wachstumsperiode meistens an der basalen Seite des Kernes gefunden wurden, sind sie jetzt mit dem dotterfreien Cytoplasma in der Richtung gegen die Oberfläche der Zelle verschoben, wobei sie auch oft von der Kernmembran etwas entfernt worden sind. Ihre Lage ist doch auf diesem Stadium keineswegs konstant (vergl. Fig. 49 u. 50). Die Centrosomen haben wohl während der Wachstumsperiode etwas an Größe zugenommen, doch lange nicht in demselben Verhältnis wie der Kern.

Auf diesem Stadium lösen sich die Eier von der Ovarialwand ab; sie werden im Ovidukt befruchtet, im Uterus mit Schleimhüllen umgeben und in die Zentralhöhle hinausgeführt. An diesen Zentralthöhleneiern werden wir dann die weiteren Veränderungen der Oocyten I. Ordnung verfolgen.

Noch in der Zentralhöhle kann man zuweilen Eier finden, deren Kern dasselbe Aussehen hat, wie der der Ovarialeier. Doch werden hier bald Umbildungen eingeleitet, die als Vorbereitungen zu der ersten Reifungsteilung anzusehen sind.

Die Chromatinfäden verlieren ihre schöne, regelmäßige Anordnung; große Strecken ihrer Maschen werden brüchig und verlieren allmählich ihr Färbungsvermögen (Fig. 50). Während nun diese schwachgefärbten Teile des Chromatinnetzes, die ich im folgenden kurz als „Wachstumchromatin“ bezeichnen werde, einen körnigen Zerfall erleiden, tritt in den übrig gebliebenen Chromatinfäden eine deutliche Doppelheit hervor (Fig. 50, 51).

Eine Doppelheit läßt sich, wie oben erwähnt, auch manchmal während der ganzen Wachstumsperiode nachweisen, und ich zweifle nicht, daß die am Ende dieser Periode auftretende Doppelheit mit der schon vorher so auffallenden zu identifizieren ist.

Die chromatischen Doppelfädchen, aus denen die Chromosomen der Reifungsteilungen später hervorgehen, liegen nach dem Zerfall des Wachstumschromatins unregelmäßig im Kern zerstreut. Doch sieht man immer eine Anzahl derselben um den Chromatinknoten angesammelt oder richtiger, radiär von demselben ausstrahlend (Fig. 50 *Kn*).

Der Nucleolus wird noch auf diesem Stadium immer vorgefunden, im Innern des Kernes liegend. Seine Größe ist dieselbe wie früher, aber meistens ist seine Form mehr unregelmäßig eckig. Er ist jetzt völlig mit größeren und kleineren Vakuolen gefüllt und in den ersteren sieht man oft wieder einen Einschluß, eine kleine, runde stark lichtbrechende Blase, die den Gedanken unwillkürlich auf eine Gasblase hinleitet. (Siehe Fig. 56a und b, die Nukleolen aus diesem Stadium in doppelter Vergrößerung darstellen.)

Mit dem hier beschriebenen Stadium verschwindet aber der Nucleolus plötzlich und vollständig, und der in Fig. 56b abgebildete Nucleolus gibt auch einen Fingerzeig, in welcher Weise dies plötzliche Verschwinden vor sich gehen kann. Wir sehen hier eine große Vakuole, die vom Inneren des Nucleolus bis an dessen Oberfläche reicht, und die augenscheinlich eben im Begriff ist, aus demselben herauszutreten. Da der Nucleolus auf diesem Stadium sozusagen nur aus Vakuolen besteht, muß er bei dem Austreten derselben bis auf kleine Reste, die zwischen den Chromatinkörnchen des Kernes nicht erkennbar sind, verschwinden. In welcher Weise das Austreten der hellen Vakuolen geschieht, ob sie einzeln austreten, oder alle auf einmal durch eine Art Explosion, kann ich nicht sicher sagen; doch bin ich überzeugt, daß das Verschwinden des Nucleolus sehr rasch vor sich geht; sonst müßte ich unter den vielen Eiern naheliegender Stadien, die ich untersucht habe, doch einzelne gefunden haben, bei denen der Nucleolus wohl an Größe abgenommen hätte, aber doch deutlich sichtbar wäre. Da dies nicht der Fall ist, bin ich geneigt, den plötzlichen Untergang der Nukleolen durch eine Art Explosion zu erklären, die vielleicht von den in den Vakuolen entstandenen Gasblasen herrühren könnte.

Nach dem Verschwinden des Nucleolus treten die chromatischen Doppelfädchen gegen den blassen Hintergrund des zerfallenen Chromatins immer deutlicher hervor. Durch Kontraktion werden sie etwas dicker und kürzer, und während die einzelnen Chromosomen deutlicher voneinander getrennt werden, sieht man die beiden Komponenten eines Doppelfädchens durch eine heller gefärbte Zwischensubstanz, eine Art Kittmasse, unter sich enger verbunden als auf den früheren Stadien. (Siehe Fig. 121a—c, Taf. XXII, wo Chromatinbestandteile aus Stadien wie Fig. 57 und 58, in doppelter Größe abgebildet sind.) Noch bis nahe vor der Auflösung der Kernmembran ist der Chromatinknoten sichtbar, und eine Anzahl von Chromosomen geht aus demselben und seinen nächsten Umgebungen hervor.

Zu der Zeit, wo die Chromosomenbildung vor sich geht, sind auch schon andere Veränderungen mit dem Kern geschehen, deren Ursache aber außerhalb desselben, in den Centrosomen, zu suchen ist.

Schon in den ganz jungen Zentralthöhleneiern, also bald nach der Befruchtung, fangen die Centrosomen ihre Wirksamkeit an.

Auf dem Stadium der Fig. 50 sieht man die noch ganz kleinen Centrosomen etwas weiter voneinander entfernt als auf früheren Stadien, und eine schwache Strahlung ist um dieselben herum sichtbar geworden. Auch in Fig. 52 ist eine frühe Phase der Centrosomentätigkeit abgebildet; die beiden Centrosomen liegen hier noch dicht an der Kernmembran an, und eine deutliche Strahlung tritt in dem Cytoplasma hervor. In diesen beiden Fällen sind die Centrosomen von einem hellen, strahlenfreien Raum umgeben und die Strahlen sind nicht auf die Centrosomen selbst gerichtet, sondern auf die Oberfläche des hellen Feldes. Wir werden später diese Erscheinung etwas näher betrachten.

Nur in sehr seltenen Fällen liegen die Centrosomen auf diesem Stadium noch so dicht an der Kernmembran, wie in Fig. 52 abgebildet. Meistens liegen sie, wie in Fig. 50 oberflächlich, in der Zelle, wo sie sich leicht zwischen den großen Dotterkörnchen verbergen, und da sie oft auch an anderen Schnitten gesucht werden müssen, als der Kern, so ist es mit großen Schwierigkeiten verbunden, die Entwicklung der Centrosomen auf diesen frühen Stadien zu verfolgen. Doch ist der Sprung zwischen den in Fig. 50 und 53 abgebildeten Centrosomen nicht größer, als daß eine kontinuierliche Verfolgung der einzelnen Gebilde gesichert ist.

Man sieht in Fig. 53 wieder die zwei Centrosomen, die an

Größe zugenommen haben und weiter voneinander entfernt sind, immer noch von einem hellen Raum umgeben, an dessen Grenze Cytoplasmastrahlen herantreten, und auf den die Strahlen noch größtenteils zentriert sind. Doch geht es aus Fig. 101, Taf. XXI, wo dasselbe Präparat in doppelter Größe abgebildet worden ist, hervor, daß der Uebergang hier schon angebahnt ist von einer Zentrierung der Strahlen auf das helle Feld als ein Ganzes, zu einer Einstellung derselben auf die beiden Centrosomen. Man sieht hier auch in nächster Nähe der Centrosomen, also innerhalb der Grenzen des hellen Feldes eine, zwar schwach hervortretende, Strahlung; um jedes Centrosoma herum sind radiäre Polstrahlen sichtbar, die sich zum Teil in den primären Strahlen fortsetzen, teils auch zwischen denselben hinaustreten, und beide Centrosomen sind unter sich durch eine feine Zentralspindel verbunden.

Was die Struktur der Centrosomen selbst anbelangt, so ist auf diesem Stadium nicht viel darüber zu sagen. In schwach differenzierten Eisenhämatoxylinpräparaten (Fig. 101) zeigen sie sich als kompakte, schwarze Scheiben, während sie nach stärkerer Differenzierung (Fig. 53) blaßgrau gefärbt erscheinen und eine körnige Struktur zeigen.

Von jetzt an vergrößern sich rasch die Polstrahlungen, und in demselben Maß wie die Strahlung sich entwickelt, werden die Dotterkugeln von den beiden Centrosomen entfernt (Fig. 54).

Die Zentralspindel dagegen, die auf den frühesten Stadien deutlich sichtbar war, scheint bei der weiteren Entfernung der Centrosomen voneinander völlig zu verschwinden¹⁾.

Auf dem Stadium der Fig. 53 scheint der Kern noch von der jungen Strahlung völlig unberührt zu sein, auf demjenigen der Fig. 54 ist dies aber nicht mehr der Fall. Es sind jetzt die Strahlungen zu der Kernmembran in Beziehung getreten, mit der Folge, daß die letztere in zwei gegen die Centrosomen gerichtete Zipfel ausgezogen wird; die Hauptmasse des Chromatins wird dabei in dem sackförmig herabhängenden Teil des Kernes zwischen diesen Zipfeln angesammelt (Fig. 57. Das Centrosoma wird im Nachbarschnitt ganz oberflächlich in der Zelle gefunden).

Schon diese Formveränderungen des Kernes könnten darauf hindeuten, daß zwischen Centrosoma und Kern anziehende Kräfte

1) Auf eine Erklärung dieses Verhaltens komme ich bei Besprechung der Teilungsmechanik zurück.

wirksam sind, und dieser Eindruck wird noch verstärkt, wenn man Bilder sieht, wie das in Fig. 58 dargestellte, wo das Centrosoma am Boden einer tiefen Einbuchtung gelegen ist. Hier wird nicht nur vom Kern dem Centrosoma ein Zipfel entgegengestreckt, sondern das oberflächlich liegende Centrosoma hat auch die Zellmembran mit sich in die Tiefe gezogen¹⁾.

Eine befriedigende Erklärung dieser Annäherung zwischen Centrosomen und Kern läßt sich wohl zur Zeit nicht geben; aber die Wirkungen derselben auf die Kernmembran lassen sich in Fig. 59 ansehen. Die Kernmembran ist hier auf der gegen das Centrosoma wendenden Seite fein durchlöchert, und zwischen den Löchern setzen sich die Strahlen von dem Centrosoma in den Kern hinein fort.

Das Bild zeigt auch einen auffallenden Unterschied zwischen den außerhalb und innerhalb des Kernes liegenden Teilen der Strahlen; während die ersteren nämlich ganz zart und glatt sind, zeigen sich die letzteren stark körnig, und in der Tat läßt sich dies Bild nur so deuten, daß die innerhalb der Kernmembran liegenden Strahlenstücke nicht durch Hineinwachsen von außen, sondern durch eine auf das Centrosoma gerichtete Einstellung des schon im Kern vorhandenen Materials entstanden sind, oder mit anderen Worten: in dem Liningerüst des Kernes, auf welchem noch blaß gefärbte Chromatinbrocken abgelagert sind, werden die Maschen gegen das Centrosoma hin in die Länge gezogen und einzelne Fädchen desselben werden dadurch radiär gegen dasselbe gerichtet. Aus diesen Fädchen gehen die Zugfasern der ersten Reifungsteilung hervor, und infolge ihrer eben besprochenen Bildungsweise stehen dieselben schon von Anfang an mit den Chromosomen in Verbindung.

Mit der im obigen beschriebenen Umbildung und Auflösung des Wachstumskerns, teils mit und teils ohne Hilfe der Centrosomenwirkung, sind in der Oocyte die beiden rasch aufeinanderfolgenden Reifungsteilungen vorbereitet. Bei der Besprechung derselben werde ich eine Erörterung der achromatischen Bestandteile der Teilungsfiguren vorangehen lassen, um dann zuletzt das Verhalten der Chromosomen einer speziellen Behandlung zu unterwerfen.

1) Ganz ähnliche Verhältnisse habe ich früher (1902b) bei einem Individuum von *Asc. lumbricoides* mehrmals beobachtet, wo abnormerweise die Centrosomen oberflächlich im Ei gelegen waren.

B. Achromatische Bestandteile der Teilungsfiguren.

Beschreibender Teil.

Oocyten.

Erste Reifungsteilung. Schon oben wurde die beginnende Tätigkeit der Centrosomen in der Oocyte beschrieben und in Zusammenhang damit auch das erste Auftreten der übrigen achromatischen Bestandteile der Teilungsfigur, der Polstrahlungen, der Zentralspindel und der Zugfasern.

In der Struktur der Centrosomen ist schon früh (Fig. 54 u. Fig. 102) eine Veränderung eingetreten, indem die kompakten Körnerhaufen der Fig. 53 bald in zierliche Ringe (in Wirklichkeit Hohlkugeln) umgebildet werden, in deren Mitte ein helles, anscheinend mit hyaliner Flüssigkeit gefülltes Feld deutlich hervortritt. Die Polstrahlen treten von allen Seiten bis zur Oberfläche des Centrosoma heran, und ihre peripheren Enden lassen sich weit zwischen den Dotterkörnchen hinaus verfolgen. Auf allen Stadien lassen sich in der Polstrahlung zwei konzentrische Schichten unterscheiden, eine innere helle Zone (*H*) um das Centrosoma herum, und außerhalb derselben eine dichtere Zone (*D*), wo die Strahlen überall wie mit kleinen Körnchen belegt erscheinen. Diese dichte Zone ist nach innen, gegen die helle Zone scharf begrenzt, während sie sich nach außen mit der Strahlung zwischen den Dotterkörnchen verliert. Die Zentralspindel, die bei einer gewissen Entfernung der Centrosomen nicht mehr sichtbar war, kommt — wie wir sehen werden — nach Auflösung der Kernmembran wieder zum Vorschein.

Auch wenn beide Centrosomen sich zuerst oberflächlich in der Zelle befinden, so rückt doch bald das eine derselben in die Tiefe und zuletzt findet man die Centrosomen an entgegengesetzten Seiten des Kerns. Meistens geschieht jedoch die Auflösung der Kernmembran schon, bevor diese Lage der Centrosomen erreicht worden ist, und die jüngsten Teilungsfiguren können daher eine gebogene Form oder eine schiefe Lage in der Zelle zeigen.

Solche schief gestellte Spindeln kommen jedoch relativ nur selten vor, und es scheint, als ob die Einstellung der Spindel senkrecht zur Oberfläche der Zelle (Fig. 60) rasch vor sich gehe.

Die beiden Centrosomen der Teilungsfigur entfalten infolge dieser Stellung ihre weitere Wirksamkeit unter sehr verschiedenen

äußeren Bedingungen, indem das nach innen gelegene ringsum von Cytoplasma umgeben ist, während dies mit dem äußeren nicht der Fall ist. Die Entwicklung beider Centrosomen zeigt auch — wie wir sehen werden — daß sie von diesen äußeren Bedingungen beeinflußt werden.

Das innere Centrosoma der Reifungsteilung ist während der Prophase kugelrund (Fig. 60, 102 u. 104b), und in der Mitte dieser Hohlkugel kommt allmählich ein dunkel gefärbtes Körnchen, ein Centriol (BOVERI) zum Vorschein.

Das Centrosoma nimmt immer noch an Größe zu (Fig. 105 bis 106b), nicht durch Verdickung der körnigen Wand der Hohlkugel, sondern durch Erweiterung des inneren hellen Raumes derselben. Anstatt des einen Centriols werden bald deren zwei im Inneren des Centrosoma sichtbar. Es war mir nicht möglich, sicher festzustellen, daß diese zwei Centriolen durch Teilung des einen früher vorhandenen entstanden seien; doch glaube ich Bilder, wo beide Centriolen gegeneinander zugespitzt sind (Fig. 105), als eben vollendete Centriolenteilungen deuten zu können.

Der Höhepunkt in der Entwicklung des inneren Centrosoma wird während der Metaphase (Fig. 61 u. 105b) erreicht, obwohl es noch eine Zeitlang an Größe zunimmt; ehe wir doch dasselbe weiter verfolgen, werden wir auch das äußere Centrosoma und die Entfaltung der ganzen Teilungsfigur etwas näher betrachten.

Das äußere Centrosoma, das vor der radiären Einstellung der Teilungsfigur dem inneren noch völlig gleich war, wird schon während der Prophase gegen die Zellmembran etwas abgeplattet (Fig. 60 u. 104a), und diese Abplattung tritt später immer mehr hervor. Auch wird seine Struktur an der sich nach außen wendenden Seite bald verändert; es zeigt sich zuerst an seiner äußeren Kante (Fig. 105a) ein dünner, dunkel gefärbter Streifen, und bald scheint die ganze äußere Wand dieses Centrosoma wie ausgetrocknet, dünner als zuvor, dunkel gefärbt und ohne die charakteristische körnige Struktur (Fig. 106a). Diese Rückbildung des Centrosoma, die zuerst die äußere Wand angreift, breitet sich auch bald auf die innere Wand aus, und während der Anaphase und Telophase sieht man das äußere Centrosoma als eine flache oder zuweilen mehr gewölbte Erhöhung der Zellmembran anliegen, ohne zur Teilungsfigur in engerer Beziehung zu stehen (Fig. 62 bis 65 u. 107a). Die Centriolen verhalten sich im äußeren Cen-

trosoma ganz wie in dem inneren (Fig. 104—107). Nur sind sie in dem abgeflachten äußeren Centrosoma stets so gelegen, daß ihre Verbindungslinie mit der Längsachse des Centrosoma zusammenfällt, während sie in dem kugeligen inneren Centrosoma jede beliebige Stellung einnehmen können.

Die Entwicklung der übrigen Bestandteile der Teilungsfigur geht mit derjenigen der beiden Centrosomen parallel, deren verschiedene Entwicklungsrichtung sich auch in der Teilungsfigur, besonders in den Polstrahlungen, deutlichen Ausdruck gibt.

In jeder Polstrahlung ließ sich schon früh eine innere helle Zone von einer äußeren, dichten unterscheiden.

Diese helle Zone nimmt während der Prophase sowohl an Breite als auch an Helligkeit zu, und ihre Begrenzung sowohl nach innen gegen das Centrosoma als auch nach außen gegen die dichte Strahlungszone wird mit der steigenden Helligkeit immer schärfer. Während der frühen Prophase ließen sich die Strahlen ohne Schwierigkeit bis zur Oberfläche des Centrosoma hin verfolgen; in der Metaphase dagegen treten sie innerhalb der hellen Zone oft nur undeutlich hervor (vgl. Fig. 60—62). Zwischen den hellen Zonen der inneren und äußeren Polstrahlung besteht ein charakteristischer Unterschied, der mit der Rückbildung des äußeren Centrosoma in ursächlicher Verbindung zu stehen scheint; die äußere erreicht selten eine so große Helligkeit wie die innere, sie ist oft schmaler und weder nach innen noch nach außen scharf begrenzt; überhaupt zeigt die äußere helle Zone kein so regelmäßiges Verhalten wie die innere.

Die Länge der Polstrahlen nimmt noch während der ganzen Prophase zu, und die Dotterkugeln werden immer weiter von den Zentren der Teilungsfigur entfernt (Fig. 59—62).

Die erste Entstehung der Zugfasern aus dem Liningerüst des Wachstums-kerns haben wir schon oben verfolgt. Dieselben waren bei ihrer Bildung stark körnig, indem sie mit den nach dem Zerfall noch zurückbleibenden Brocken des Wachstums-chromatins belegt waren. Bald zeichnen sich aber die mit den Centrosomen in Verbindung stehenden Teile des früheren Kern-gerüsts durch größere Helligkeit aus, der Verlauf der Fasern wird immer gerader, bis sie zuletzt als gespannte Stränge zwischen den Centrosomen einerseits und den Chromosomen andererseits sich hinziehen. Diese Streckung der Strahlen wird doch erst allmählich während der Prophase erreicht; und noch auf dem in

Fig. 60 abgebildeten Stadium sind überall Kreuzungen zwischen den geschlängelt verlaufenden Zugfasern wahrzunehmen.

Die zahlreichen Chromatinbrocken, die früher den Zugfasern ein trübes Aussehen gaben, werden während der Streckung dieser Fasern sozusagen von denselben abgeschüttelt, und während der zentrale Teil des Strahlungsbereiches als eine helle, körnchenfreie Spindel hervortritt, werden die Körnchen in großer Menge seitlich abgelagert, wo sie eine tonnenförmige Hülle um die Spindel herum bilden. Diese „Körnchenhülle“ zeigt am Aequator der Teilungsfigur die größte Breite, während sie gegen beide Pole etwas schmaler wird (*Kh* Fig. 60—64).

Meine Zurückführung der Körnchenhülle auf das zerfallene Wachstumschromatin möchte ich hier noch etwas näher begründen.

Es ließe sich nämlich vielleicht einwenden, daß auch schon vor der Auflösung der Kernmembran die Polstrahlen in der dichten Zone mit Körnchen belegt waren, und daß die Körnchen sozusagen als natürliche Begleiter jeder Strahlung zu betrachten wären; sie könnten, z. B. als irgend ein Fällungsprodukt des Cytoplasma, durch die Strahlungswirkung entstanden sein.

Ein genaues Studium der Strahlungen aller Teilungsphasen hat mich jedoch davon überzeugt, daß dies nicht der Fall ist.

Bei einem Vergleich junger Strahlungen in Eiern, wo die Auflösung der Kernmembran noch nicht angefangen ist, ergibt sich, daß der Körnchengehalt der dichten Strahlungszone sehr verschieden ist. Zuweilen sind die Körnchen groß, zuweilen ganz klein; sie können in großer Anzahl vorkommen oder so spärlich, daß sie nur sehr wenig hervortreten. Und man bekommt schon hier den sicheren Eindruck, daß die Körnchen nicht als ein Produkt der Strahlung aufzufassen sind, sondern daß sie nur — wo sie eben vorhanden sind — durch die Strahlung in bestimmter Weise um die Zentren herum angeordnet werden.

Daß die Körnchen keine konstanten Begleiter der Strahlungen sind, geht auch deutlich aus der in Fig. 68 abgebildeten 3-poligen Teilungsfigur¹⁾ hervor. Hier sind die Körnchen (*Kh*) nämlich nur um den einen Pol angesammelt, während die beiden anderen annähernd körnchenfrei sind.

Wenn nun dazu kommt, daß sich die Körnchenhülle rückwärts verfolgen läßt bis zu dem Stadium der eben aufgelösten

1) Diese Mitose ist in der Wirklichkeit 4-polig; das fehlende Centrosoma wird im Nachbarschnitt gefunden und bildet die vierte Ecke eines Tetraeders.

Kernmembran, und daß eine entsprechende Menge Körnchen auf früheren Stadien nicht außerhalb, sondern nur innerhalb der Kernmembran gefunden wird, so glaube ich mit vollem Recht in der Körnchenhülle die übrig gebliebenen Reste des Wachstumschromatins zu sehen.

Die Spindel der Teilungsfigur wird nicht nur von den Zugfasern gebildet. Schon in der Prophase (Fig. 60) und noch deutlicher auf späteren Stadien (Fig. 61, 62) sieht man zwischen denselben auch Fasern, die sich von dem einen Centrosoma zum anderen erstrecken, ohne die Chromosomen zu berühren. Diese Fasern gehören der Zentralspindel an, die ja schon auch während der ersten Entfernung der Centrosomen voneinander nachgewiesen werden konnte.

Die ganze Spindel zeigt in Betreff ihrer Form und Größe während der Entfaltung der Teilungsfigur eine kontinuierliche Reihe von Veränderungen, die für die Teilungsmechanik von Interesse sind, und die ich daher schon hier etwas näher besprechen möchte.

Während der Prophase ist die Spindel lang und relativ schmal (Fig. 60) und wie schon oben erwähnt, sind die Zugfasern nicht stramm ausgespannt, sondern zeigen noch einen geschlängelten Verlauf.

Ganz anders in der Metaphase (Fig. 61). Die hellen Zonen der beiden Polstrahlungen gehen kontinuierlich in die jetzt auch hell hervortretende Spindel über, und die Spindel, deren Fasern stark gespannt erscheinen, ist jetzt erheblich kürzer und breiter als während der Prophase.

Die einzelnen Fasern der Spindel sind — ebenso wie die Polstrahlen in der hellen Zone — auf diesem Stadium nur wenig hervortretend.

Die Ungleichheit der beiden Centrosomen macht sich auf diesem Stadium in der Teilungsfigur nur noch sehr wenig bemerkbar, und in der Spindel gar nicht. Nur die Körnchenhülle scheint in ihrer Ausformung dadurch beeinflusst. Die Körnchen treten nämlich an das äußere Centrosoma bedeutend näher heran als an das innere; während sie dort bis zur Grenze der hellen Zone den Strahlen ansitzen, werden sie hier in größerer Entfernung von dem Centrosoma gehalten. Es ist auch von Interesse zu bemerken, daß an beiden Seiten des inneren Centrosoma die Lage der Körnchen eine symmetrische ist, und daß ihre innere Grenzlinie einen Teil einer mit der hellen Zone konzentrischen Kugelfläche bildet.

Während Centrosoma und Polstrahlung mit dem Abschluß der Metaphase den Höhepunkt ihrer Entwicklung passiert haben, scheint die Spindel erst in der frühen Anaphase ihre höchste Spannung zu erreichen (Fig. 62). Die Breite der Spindel ist hier noch etwas größer geworden als in der Metaphase, und der Abstand zwischen beiden Centrosomen hat noch mehr abgenommen. Von großem Interesse ist es hier das Verhalten der Verbindungsfasern zwischen je zwei auseinander weichenden Tochterchromosomen zu beobachten. Sie laufen nämlich nicht gerade zwischen beiden Tochterchromosomen, sondern sie weichen wie gespannte Bogen auseinander (Fig. 62 und Fig. 130, Taf. XXII), dadurch wird der Eindruck einer starken Spannung innerhalb der Spindel in hohem Maße verstärkt.

Wir haben jetzt die verschiedenen achromatischen Bestandteile der Teilungsfigur bis zum Höhepunkt ihrer Entwicklung verfolgt und es bleibt noch übrig, auch die regressive Metamorphose derselben Teile zu verfolgen.

Das innere Centrosoma nimmt noch während der Anaphase an Größe zu, besonders durch Erweiterung des inneren Hohlraumes, aber auch zum Teil durch Auflockerung der körnigen Kugelschale (Fig. 65 und Fig. 107—108). Das ganze Centrosoma wird dabei in die Breite gezogen, und die Centriolen werden in die Längsachse des Centrosoma eingestellt.

In der Telophase tritt das Centrosoma nur sehr schwach gegen die Umgebungen hervor, indem sowohl der helle Raum im Innern, als auch die helle Zone der Polstrahlung dunkler geworden sind. Die Körnchen der Centrosomenwand werden zum Teil an den äußeren Rand des Centrosoma zurückgezogen, wo sie zu einer Reihe größerer Körnchen zusammengeballt werden. Durch dieselben wird noch eine Zeitlang die Grenze des früheren Centrosoma bezeichnet, während das Centroplasma trübe und körnig wird, bis es sich zuletzt in keiner Weise von dem außerhalb der Grenzlinie befindlichen Cytoplasma unterscheidet (Fig. 66—67, Fig. 109).

Während dieser Umbildungen des Centrosoma sind die beiden Centriolen auf allen Stadien nachweisbar, meistens noch als distinkte, scharf begrenzte Körnchen, doch auch zuweilen in den späteren Teilungsphasen (Fig. 107 b) etwas größer und nicht so stark färbbar wie früher. In der Telophase wird auch zuweilen das Bild dadurch gestört, daß außer den Centriolen noch andere Körnchen von ähnlicher Größe im Centroplasma gefunden werden; die letz-

teren treten doch ganz unregelmäßig auf und sind wahrscheinlich als Degenerationserscheinungen des Centroplasmas zu deuten, während die beiden Centriolen konstant auftreten und in der Längsachse des Centrosoma ihre Lage haben (Fig. 109).

Die Rückbildung des äußeren Centrosoma haben wir schon oben verfolgt; es schien während der Anaphase seine Rolle bei der Reifungsteilung schon ausgespielt zu haben. Meistens behält es doch noch seine Lage als Zentrum der Strahlung bei (Fig. 63), aber man sieht auch nicht selten, wie in 113a, daß die Strahlen nicht mehr auf dem Centrosoma inserieren. Die Spindel breitet sich in diesen Fällen am äußeren Ende cylindrisch aus und die Fasern laufen direkt auf die Zellmembran hin.

In der Polstrahlung gibt sich die Rückbildung vor allem in dem allmählichen Verschwinden der hellen Zone Ausdruck. Sie nimmt von der frühen Anaphase an sowohl an Helligkeit als auch an Breite ab (Fig. 62—65; Fig. 105—108), und ihre Begrenzung wird dabei immer weniger scharf. Auch die radiäre Anordnung des Cytoplasmas verschwindet nach und nach im zentralen Teil der Polstrahlung, so daß in der Telophase eine solche nur noch andeutungsweise sichtbar ist.

Anders verhalten sich die peripheren Enden der Polstrahlen. Während der Pro- und Metaphase hatte sich die Polstrahlung immer mächtiger entwickelt, und die einzelnen Strahlen konnten zuweilen zwischen den Dotterkugeln weit hinaus verfolgt werden. Während der Metaphase tritt eine Zusammenklebung der peripheren Enden der Strahlen ein¹⁾ (Fig. 61), und es zeigt sich während den späteren Teilungsphasen eine deutliche Steigerung dieser Tendenz. Zuletzt findet man die Polstrahlen zu großen Bündeln vereinigt (Fig. 63 und 65), die auch deshalb so deutlich hervortreten, weil sie mit zahlreichen Körnchen belegt erscheinen.

Diese Strahlenbündel, die sich weit in das Innere des Eies hineinstrecken, können noch lange nach der vollendeten Teilung gruppenweise angetroffen werden. Ihre Verbindung mit dem zentralen Gebiet der früheren Polstrahlung mag dabei gebrochen sein; aber sie bleiben noch vereinzelt liegen, bis sie zuletzt resorbiert werden.

1) Dies mag vielleicht als eine Folge der Fixation aufzufassen sein; es muß doch jedenfalls in einer veränderten Konstitution der Strahlenenden begründet sein, da die Zusammenklebung an bestimmte Teilungsphasen gebunden ist.

Es bleibt uns noch übrig, diejenigen Polstrahlen zu besprechen, die dem Aequator der Teilungsfigur zugerichtet sind.

In der Metaphase sieht man die Polstrahlen beider Pole sich im Aequator kreuzen, aber auch, sozusagen, einander ausweichen, so daß der Winkel, unter welchem sie sich kreuzen, spitzer wird, als es nach der früheren Richtung der Strahlen zu erwarten wäre (Fig. 61). In dieser Kreuzungszone der Strahlen, die wie ein Gürtel die ganze Spindel umspannt, ist auch die Körnchenhülle stark entwickelt und dies alles macht auch, daß die Grenze der Wirkungsbereiche beider Centrosomen sehr deutlich hervortritt.

Es ist von Interesse, zu beobachten, wie die Lage dieser Kreuzungszone von der beginnenden Anaphase an allmählich verändert wird, indem sie von dem Aequator etwas näher an die Oberfläche der Zelle rückt. Und anstatt daß die Strahlen beider Pole früher gegenseitig einander auswichen, biegen jetzt die Strahlen des äußeren Poles vor denjenigen des inneren zur Seite (Fig. 62—63).

Dies Verhalten der Polstrahlen ist augenscheinlich als ein Ausdruck der Verschiedenheit beider Centrosomen zu betrachten, und als eine Folge davon scheint bei der Zellteilung, die während der späten Anaphase schon eingeleitet wird, nur die innere Polstrahlung eine Rolle zu spielen (Fig. 63, 65).

Die äußeren Polstrahlen scheinen zu dieser Zeit jede Spannung verloren zu haben, während die inneren, die jetzt in der Kreuzungszone keinen Widerstand mehr treffen, ihren Verlauf bis zur Zelloberfläche gerade fortsetzen. An der Stelle, wo die innere Polstrahlung an die Zellmembran heranlangt, findet auch die erste Einschnürung des Zellkörpers statt.

Die Spindel wurde in der frühen Anaphase, auf dem Stadium ihrer höchsten Spannung, verlassen. Von diesem Stadium an scheint die Spannung rasch abzunehmen. Die Spindel wird wieder schmaler, und der Abstand zwischen beiden Centrosomen größer als zuvor, und die Verbindungsfasern, die früher wie gespannte Bogen ausgebaucht waren, zeigen in der späten Anaphase zwischen beiden Tochterplatten einen unregelmäßig geschlängelten Verlauf (Fig. 63). Bald wird doch der Abstand zwischen den Centrosomen so groß, daß die Fasern wieder gestreckt werden, und die ganze Spindel nimmt dabei Cylinderform an (Fig. 65).

In Stadien der späten Anaphase sieht man oft um die Spindel herum einen auf Schnitten dreieckigen, strahlenfreien Raum (* Fig. 63). Derselbe wird bei dem Uebergang der ausgebauchten

Spindel der Metaphase zu der Cylinderform freigelassen, indem die Polstrahlen ihre frühere Richtung beibehalten.

In Fig. 65 sieht man die erste Entstehung des Zwischenkörpers als Verdickungen einzelner Spindelfasern. Diese verdickten Partien werden bei der weiter vorschreitenden Einschnürung der Zellmembran dicht zusammengedrängt, bis sie zuletzt die einzige Verbindungsbrücke zwischen beiden Tochterzellen bilden (Fig. 66). Die Substanz des Zwischenkörpers wird während dieser Zeit stärker färbbar und zuletzt auch stärker lichtbrechend, und die Trennung beider Zellen geschieht dadurch, daß der immer noch aus einer Anzahl getrennter Stäbchen zusammengesetzte Zwischenkörper in der Mitte abgebrochen wird. Noch eine Zeitlang kann man auf der Oberfläche des Eies (der Oocyte II) eine kegelförmige Erhöhung erkennen, an deren Spitze die abgebrochenen Zwischenkörperstäbchen als eine Gruppe lichtbrechender Punkte sichtbar sind. Bald werden sie jedoch resorbiert und eine Zellmembran wird über der Wundstelle regeneriert (Fig. 67).

Bei der eben beschriebenen Teilung ist die erste Polocyte (WALDEYER) von der Oocyte I abgeschnürt worden, und sowohl diese wie auch das Ei selbst repräsentieren jetzt die Oocyten II. Ordnung.

In die Polocyte sind, außer der einen Hälfte der Teilungsfigur, auch meistens einige Dotterkugeln mit eingetreten. Sie können zwar in einzelnen Polocyten völlig fehlen, in anderen dagegen so zahlreich auftreten, daß diese Polocyten wie kleine Eier aussehen gewöhnlich jedoch befindet sich eine beschränkte Anzahl meistens kleiner Dotterkugeln in jeder Polocyte.

In dem Centrosoma der Polocyte (*C* Fig. 65—66), das, wie erwähnt, stark rückgebildet worden ist, sind noch immer die beiden Centriolen als winzig kleine Punkte deutlich sichtbar. Bald verliert sich ganz die Grenze des ursprünglichen Centrosoma, aber die Centriolen behalten immer noch ihre Lage an der Oberfläche der Polocyte.

Der Spindelrest erhält sich in beiden Tochterzellen nur eine kurze Zeit, und während die im Ei gebliebenen Teile der karyokinetischen Figur ihre gegenseitige Lage unverändert beibehalten, geschieht in der Polocyte insofern eine Umwälzung derselben, als sich die körnigen Bestandteile des Cytoplasma zu einer schalenförmigen Platte auf der einen Seite der Zelle anordnen, während sich die Chromosomen in dem größeren übrig gebliebenen Teil der Zelle in einer hellen Flüssigkeit verbreiten (Fig. 67, *P.I*).

Die Ruhepause zwischen beiden Reifungsteilungen ist zweifelsohne ganz kurz. Zu einer Kernbildung kommt es im Ei noch weniger als in der Polocyte, und wie unten gezeigt werden soll, treten in beiden Zellen bald Erscheinungen hervor, die sich als die ersten Spuren eines neuen Teilungsaktes erweisen.

Zweite Reifungsteilung. In der Eizelle (Oocyte II) bleiben die Chromosomen zwischen beiden Teilungen in einer Platte nebeneinander liegen (Fig. 67, 70, 72, 73), ganz wie in der Telophase der ersten Teilung. Diese Platte liegt oberflächlich in der Zelle, und sie ist seitlich und nach unten von den übrig gebliebenen Teilen der inneren Polstrahlung umgeben. Direkt unter der Chromosomenplatte liegt das Centrosoma der ersten Reifungsteilung, das sich aber zu dieser Zeit nur sehr undeutlich von den Umgebungen abhebt.

Das erste Zeichen, daß sich die zweite Reifungsteilung nähert, ist eine Erhellung des alten Centrosoma (Fig. 69, 70 und Fig. 111), und an günstig getroffenen Schnitten kann man auch in dieser ovalen Lichtung die beiden Centriolen wahrnehmen, die entweder scharf begrenzt oder als mehr diffuse Verdichtungen in dem hellen Raum hervortreten (Fig. 69, 111).

Der Erhellung des früheren Centrosoma folgt auch bald das Wiedererscheinen einer Strahlung um dasselbe herum. Die Strahlen sind auf dem körnigen Boden der früheren Polstrahlung entstanden, und heben sich gegen das helle Feld, worauf sie zentriert sind, scharf ab.

Das helle Feld, dessen Umfang zuerst mit dem alten Centrosoma zusammenfiel, nimmt rasch an Größe zu und dabei nimmt es oft gebogene Gestalt an (Fig. 71, 112). In demselben Maß wie die Lichtung wächst, vergrößern sich auch die beiden Centriolen; sie verlieren dabei ihre frühere Affinität zum Eisenhamatoxylin und zeigen eine feinkörnige Struktur.

Bei genauer Untersuchung dieser Stadien läßt sich auch eine, zuerst äußerst zarte, Strahlung innerhalb der Grenzen des hellen Feldes nachweisen, die doch nicht als deutliche Linien zu Tage tritt und sich daher kaum in einer Zeichnung wiedergeben läßt (Fig. 71, 72, 113). Diese Strahlung ist auf die Centriolen der früheren Teilung zentriert und bildet die Grundlage einer zwischen beiden ausgespannten Zentralspindel und auch einer jederseits um die Centriolen radiär angeordneten Polstrahlung.

Die jungen Strahlungszentren treten auch jetzt in einer Weise zur Chromosomenplatte in Beziehung, die nicht bezweifeln läßt,

daß sie als die Centrosomen der folgenden Teilung fungieren werden (Fig. 72, 73). Es bilden sich nämlich zwischen diesen Strahlungszentren einerseits und der Chromosomenplatte andererseits feine Verbindungslinien, die Zugfasern der zweiten Reifungsteilung.

Während des Entstehens der neuen Strahlung hat sich die ganze Lichtung um 90° gedreht, so daß die Verbindungslinie der Zentren, die früher der Zelloberfläche parallel war, jetzt senkrecht auf derselben zu stehen kommt (Fig. 72 und folg.).

Die Chromosomen werden dann mittelst der Zugfasern der Zentralspindel genähert; sie legen sich derselben zuerst oberflächlich und nur auf der einen Seite dicht an (Fig. 74—76), um zuletzt auch zwischen die Zentralspindelfasern hineingezogen zu werden, so daß sie in der Metaphase der zweiten Reifungsteilung gleichmäßig über der ganzen Aequatorialplatte zerstreut vorgefunden werden.

Das helle Feld, das, wie oben gezeigt wurde, die Zentralspindel und den zentralen Teil der Polstrahlung der zweiten Reifungsteilung umfaßt, hat indessen immer mehr an Länge zugenommen, doch sieht man immer noch die alte Strahlung auf die ganze Oberfläche desselben gerichtet. Es tritt sozusagen ein Kampf ein zwischen diesen alten Strahlen und den neuen, die auf die beiden Zentren gerichtet sind und die sich jetzt auch über die Grenzen der ursprünglichen Lichtung hinaus ausbreiten. Noch bis zum Ende der Prophase der zweiten Reifungsteilung werden Bilder angetroffen, in denen zwei verschiedene und unter sich streitende Strahlungen unterschieden werden können, eine ältere, auf die Oberfläche der ganzen Zentralspindel gerichtete und eine jüngere, deren Strahlen auf die beiden Pole derselben zentriert sind (Fig. 74—76).

Die letztere gewinnt doch vor der Metaphase immer die Oberhand, indem das Material der alten Strahlung in die neue hineingezogen wird.

Im großen und ganzen verläuft die zweite Reifungsteilung wie die erste, nur daß die Teilungsfigur sowie auch die Chromosomen erheblich kleiner sind. Doch wird auf einzelnen Punkten ein Vergleich zwischen beiden Teilungen von Interesse sein.

Die Centrosomen zeigen auch hier eine körnige Struktur; aber es erfolgt während dieser Teilung keine innere Differenzierung derselben; sie bleiben als körnige Kugeln bestehen und Centriolen treten in ihnen nicht zum Vorschein (Fig. 114—116b).

Auch bei dieser Teilung erfolgt eine Abplattung des äußeren Centrosoma und während der Anaphase eine rasch vorschreitende Rückbildung (Austrocknung) desselben (Fig. 114—116a). Vor der Telophase verschwindet auch das innere Centrosoma vollständig; seine Grenzen gegen das umliegende Cytoplasma werden immer undeutlicher, bis es zuletzt nicht mehr nachweisbar ist (Fig. 80—84).

In Uebereinstimmung mit der schwächeren Ausbildung der Centrosomen sind auch die Polstrahlungen dieser Teilung lange nicht so mächtig entwickelt wie bei der ersten Teilung. Es ist zwar auch diesmal eine innere helle Zone der Polstrahlung von der äußeren dichten unterscheidbar; aber die Grenzen derselben sind oft nicht scharf hervortretend, und nach der passierten Metaphase (Fig. 116b) werden sie bald vollständig verwischt. Die peripheren Partien der Polstrahlung bewahren, wie bei der ersten Teilung, ihre radiäre Anordnung erheblich länger als die zentralen, und es kommt auch hier zu einer Zusammenklebung der Strahlenenden miteinander (Fig. 86, Taf. XX).

Eine Kreuzung der Polstrahlen im Aequatorialplan tritt hier nur selten ein, und in ursächlicher Verbindung damit mag wohl eine sehr oft auftretende Eigentümlichkeit bei der Abschnürung der zweiten Polocyte stehen, nämlich die schiefe Stellung der Teilungsfiguren vor der Einschnürung der Zelloberfläche, die zum Teil viel auffallender sein kann, als in Fig. 83 abgebildet. Bei senkrecht stehender Teilungsfigur reichen die inneren Polstrahlen, ob sie auch erheblich stärker ausgebildet sind als die äußeren, doch kaum bis zur Zellmembran heran, und hierin mag es wohl seinen Grund haben, wenn (Fig. 80, 82) die Zelloberfläche in solchen Fällen auf einem Stadium, wo, nach der ganzen Teilungsfigur zu urteilen, die Zellteilung beinahe vollendet sein sollte, noch ganz unberührt erscheint. Bei einer schiefen Stellung der Spindel dagegen können die inneren Polstrahlen auf der einen Seite der Teilungsfigur die Oberfläche der Zelle erreichen, und ausnahmslos geschieht hier die Einschnürung der Zelloberfläche zuerst an der Seite, die dem inneren Pol am nächsten liegt.

Die Spindel (Zentralspindel + Zugfasern) zeigt während der Prophase der zweiten Reifungsteilung einen charakteristischen Unterschied von derjenigen der ersten. Dort war die Spindel während der Prophase länger als in der Metaphase; sie war nicht sehr hell und ihre Fasern zeigten keine Spannung, sondern hatten noch einen geschlangelten Verlauf; bei der zweiten Teilung dagegen nimmt

die Spindel während der ganzen Teilung allmählich an Länge zu; sie hebt sich vom ersten Augenblick an durch ihre Helligkeit stark von den Umgebungen ab, und sowohl die Zugfasern als auch die Zentralspindelfasern scheinen die ganze Zeit völlig gespannt zu sein (Fig. 71—76). Auf eine Erklärung dieser Verschiedenheit beider Teilungen werde ich in einem späteren Abschnitt zurückkommen.

Für die Bildung des Zwischenkörpers ist die schon oben erwähnte Fig. 82 von Bedeutung, wo das normale Verhältnis zwischen der Entwicklung der Teilungsfigur und der Einschnürung der Zelloberfläche eine Verschiebung erlitten hatte. Die Verbindungsfasern der Tochterchromosomen nehmen hier eine oberflächliche Lage in der Spindel ein, und in der Zentralspindel scheint schon eine Teilung in zwei Hälften vorbereitet zu sein. Sie ist an der Mitte stundenglasförmig eingeschnürt und an dieser Stelle zeigen sich an den einzelnen Fasern dunkelgefärbte Punkte, die zusammen das Zwischenkörperchen bilden. Zweimal sind mir solche, in einer normalen Zellteilung nicht vorkommende Bilder begegnet, und es geht aus diesen hervor, erstens daß bei *Enteroxenos* die Zentralspindel auch ohne den Einfluß der Zelleinschnürung in zwei Hälften geteilt werden kann, und zweitens, daß das Zwischenkörperchen auf Grundlage der Zentralspindelfasern ohne Beteiligung der Verbindungsfasern entsteht.

Wenn auch die Einschnürung der Zelloberfläche bei der zweiten Reifungsteilung, wie oben gezeigt, mit gewissen Schwierigkeiten zu kämpfen hat, so scheint es doch, daß sie zuletzt sehr rasch von statten geht; während nämlich Uebergangsstadien nur selten vorkommen, sieht man oft Bilder wie Fig. 84 und 86, wo die kugelig abgerundete zweite Polocyte an der Spitze eines konischen Stieles befestigt ist. Auch bei dieser Teilung wird das Zwischenkörperchen abgebrochen (Fig. 87), die kegelförmige Erhöhung wird an der Eizelle bald rückgebildet, und aus der inneren Chromosomenplatte entsteht der weibliche Vorkern.

Ich möchte die Beschreibung der Reifungsteilungen nicht abschließen, ohne auch auf das weitere Schicksal der Polocyten einen Blick zu werfen.

Die erste Polocyte wurde auf einem Stadium verlassen, wo die Chromosomen weit voneinander getrennt waren und die beiden Centriolen als winzige Pünktchen an der Oberfläche der Polocyte hervortraten.

In diesem Zustand wird sie noch gefunden, wenn im Ei schon die zweite Reifungsteilung eingeleitet ist (Fig. 72). Bald werden doch auch in der Polocyte Umbildungsprozesse angebahnt, die — wie gezeigt werden soll — in einem abortiven Teilungsversuch resultieren.

In Fig. 74 *PI* sieht man noch die beiden Centriolen, oder richtiger, die Centrosomen der jetzt folgenden Teilung, als hügelartige Vorsprünge an der Oberfläche der Polocyte hervorragen und zwischen denselben eine schwach gebogene, sehr zarte Zentralspindel. Das Bild ist noch auf diesem Stadium recht undeutlich, aber bald werden die Centrosomen größer und die Spindelfasern als deutliche Linien sichtbar (Fig. 77 *PI*). Außer den Zentralspindelfasern sieht man hier auch zahlreiche Fasern, die zwischen den Centrosomen und Chromosomen entstanden sind.

Bis jetzt scheint alles normal zu verlaufen, und als nächster Schritt wäre jetzt zu erwarten, daß die Chromosomen in die Spindel hineingezogen würden. Dies geschieht aber nur in seltenen Fällen; gewöhnlich folgen auf diesem Stadium Bilder wie die in Fig. 81 a—c dargestellten.

Das Charakteristische dieser abnormen Teilungsfiguren besteht darin, daß die Zentralspindel abnorm mächtig entwickelt ist, und die Chromosomen ihre normale Verbindung mit den Centrosomen entbehren. Die Zentralspindel wächst in der kleinen Polocyte zu einer Länge an, die diejenige der zweiten Reifungsteilung im Ei erheblich übertrifft. Dabei wird die ganze Spindel in der Polocyte entweder wurmförmig aufgerollt (Fig. 81 b) oder ihre einzelnen Fasern weichen auseinander (Fig. 81 c), wodurch das Cytoplasma zuweilen mitten in der Polocyte wie zerrissen erscheinen kann.

Die Centrosomen werden während dieser Umbildungen der Polocyte immer an beiden Enden der Zentralspindel gefunden; aber dabei können sie unter sich jede beliebige Stellung einnehmen, weit auseinander entfernt, wie in Fig. 81 a u. c, odereinander dicht genähert sein (Fig. 81 b u. Fig. 85 a u. b).

Die Chromosomen sind gruppenweise oder vereinzelt der Zentralspindel angelagert oder können auch ohne jede Verbindung mit der Spindel in einem zufällig strahlenfrei gelassenen Raum angehäuft liegen.

Oft erstrecken sich von der Polocyte amöboide Fortsätze gegen die Eioberfläche hin (Fig. 85 b).

Dieser eigentümliche Teilungsversuch dauert während der

ganzen zweiten Reifungsteilung des Eies und noch nach dem Abschluß derselben werden in den ersten Polocyten die langen, gewundenen Zentralspindeln vorgefunden (Fig. 85). Doch verschwinden jetzt auch bald hier — wie schon im Ei geschehen ist — die Centrosomen; die Faserung des Cytoplasma wird immer unsichtbarer und die Polocyte nimmt wieder eine reguläre, rundlich-ovale Form an (Fig. 85d).

Zuweilen habe ich auch Versuche einer Zerlegung der Polocyte in 2 Tochterzellen wahrgenommen (Fig. 81 a, 85 c), aber nie eine wirkliche Teilung derselben¹⁾. Das einzige — aber auch konstant eintretende — Resultat dieses Teilungsversuches ist eine Verdoppelung der Chromosomenzahl (Fig. 85d).

Indessen ist auch die zweite Polocyte vom Ei abgeschnürt worden. In ihr wird, wie in ihrer Schwesterzelle, dem reifen Ei, sogleich die Kernbildung eingeleitet (Fig. 86—88, 91), und ich habe hier nie Teilungsversuche entdecken können.

Anhang. Zum Vergleich mit den Reifungsteilungen der Oocyte habe ich auch die erste Furchungsteilung untersucht; und ich werde im folgenden kurz meine Resultate auf diesem Punkte auseinandersetzen.

Die Befruchtung ist — wie schon mehrmals erwähnt — schon vor der ersten Reifungsteilung geschehen; am Ende der zweiten Reifungsteilung wird der kleine Spermakern in unmittelbarer Nähe des Eikerns angetroffen (Fig. 87). Von diesem Stadium an geht die Entwicklung beider Vorkerne völlig parallel, so daß sie voneinander nicht unterscheidbar sind.

Beide Vorkerne liegen auf dem Boden der inneren Polstrahlung, die noch eine Zeitlang als eine körnige Sphäre bestehen bleibt. Bald rücken aber die Dotterkörnchen so nahe an die Vorkerne heran, daß auf späteren Stadien oft jede Spur der Sphäre verschwunden ist (Fig. 88—95).

Es wurde oben erwähnt, daß schon während der Telophase der zweiten Reifungsteilung kein Centrosoma im Ei gefunden werden konnte, und daß im zentralen Teil der Polstrahlung auch jede radiäre Anordnung aufgehört hatte.

1) Ich habe Grund zu glauben, daß im Verhalten der ersten Polocyte sich individuelle Variationen geltend machen können, und es ist daher nicht ausgeschlossen, daß bei anderen Individuen als den von mir untersuchten eine Teilung wirklich vollbracht werden könnte.

Auch bei dem Spermakern ist zu dieser Zeit normal kein Centrosoma zu sehen; es ist mir unter Hunderten von Eiern nur einmal gelungen, in seiner Nähe eine schwach hervortretende Strahlung nachzuweisen.

Alle Stadien des Wachstums der Vorkerne habe ich eingehend untersucht, um das erste Auftreten eines Furchungscentrosoma zu konstatieren, doch nur mit wenig Glück. Eine solche Untersuchung wird durch die den Vorkernen dicht anliegenden Dotterkugeln sehr erschwert, und ich vermag leider keine sichere Beantwortung dieser Frage zu geben.

Bilder, wie die in Fig. 93—94 dargestellten, haben mir die Auffassung beigebracht, daß die beiden Furchungscentrosomen sich nicht getrennt entwickeln, sondern daß sie — wie auch die Reifungscentrosomen — aus einer einheitlichen Anlage entstehen. Auch hier glaube ich die jungen Centrosomen von einem hellen Feld umgeben gesehen zu haben und von einer Strahlung, die auf die Oberfläche dieses Feldes zentriert war (Fig. 93). Diese Strahlung tritt jedoch im Präparat weniger scharf hervor als in der Abbildung, und wenn auch meine subjektive Auffassung durch solche Bilder beeinflußt werden konnte, so möchte ich diese Frage doch nicht als endgültig beantwortet betrachten.

Unzweifelhafte Centrosomen habe ich erst auf dem in Fig. 96 abgebildeten Stadium gefunden. Hier sind schon zwei getrennte Strahlungszentren vorhanden (das eine Centrosoma ist unter einer Dotterkugel verborgen), die jedoch durch eine Zentralspindel unter sich in Verbindung stehen. Die Zentralspindel erstreckt sich zwischen beiden Vorkernen in senkrechter Richtung zu ihrer Verbindungslinie.

Die Furchungscentrosomen zeigen denselben Bau, wie diejenigen der ersten Reifungsteilung, eine zuerst kompakte Kugel von körniger Struktur, die während der Prophase in eine mit hyaliner Flüssigkeit gefüllte Hohlkugel differenziert wird. In ihrer Mitte entsteht dann auch ein Centriol, das während der Metaphase in zwei geteilt wird (Fig. 118—120).

Es ist von Interesse zu bemerken, daß — wie aus einem Vergleich der Fig. 102—105 mit Fig. 118—120 hervorgeht — die Centrosomen der ersten Furchungsteilung beträchtlich kleiner sind als diejenigen der ersten Reifungsteilung.

Beide Vorkerne sind indessen stark gewachsen (Fig. 88 bis 95), und nahe vor dem Auftreten der Strahlungen ist in den Vorkernen ein Zerfall des Chromatins vor sich gegangen, ganz

wie es oben bei dem Wachstumskern der Oocyte gezeigt wurde. Die langen Chromatinfäden, die aus dem Kernnetz hervorgetreten sind, werden brüchig (Fig. 94), und große Teile derselben erleiden einen körnigen Zerfall, während aus den übrig gebliebenen Stücken der Chromatinfäden die Chromosomen hervorgehen (Fig. 95—96).

Bei der Auflösung der Vorkernmembrane werden die Chromosomen in die Spindel hineingezogen, während auch bei dieser Teilung das zerfallene Wachstumschromatin seitlich abgelagert wird, und sich so eine Körnchenhülle um die Spindel herum bildet. Die Menge des abgeworfenen Chromatins ist jedoch bei der Furchungsteilung erheblich kleiner als bei der ersten Reifungsteilung.

Spermatocyten (Taf. XXIII, Fig. 165—177).

Zum Vergleich mit den Verhältnissen bei der Eireifung werde ich hier noch eine kurze Betrachtung der achromatischen Bestandteile der Reifungsteilungen in den männlichen Keimzellen anknüpfen.

Die Spermatocyten I. Ordnung wurden auf einem Stadium verlassen, wo im Kern die Chromosomenbildung eben angefangen hatte, während die Centrosomen dicht aneinander in der Nähe der Kernmembran gelegen waren (Fig. 164).

Während im Kern die Chromosomenbildung vollendet wird, treten auch die Centrosomen aus ihrem passiven Zustand heraus; in Fig. 165—166 sieht man sie sich voneinander entfernen, wobei sie jedoch die ganze Zeit durch eine Zentralspindel unter sich in Verbindung bleiben. Die Kernmembran wird demnächst aufgelöst und die Chromosomen in die Spindel hineingezogen (Fig. 167).

Die Centrosomen haben bei der ersten Reifungsteilung eine ähnliche Größe wie in den Spermatogonien; sie sind während der Metaphase kugelig, später oval und teilen sich während der Anaphase in zwei Tochtercentrosomen.

Eine Polstrahlung kommt in meinen Präparaten nie deutlich zum Vorschein, wie überhaupt in den männlichen Keimzellen bei *Enteroxenos* die Strahlung nur schwach hervortritt. So sind auch, z. B. in den mittleren Teilungsphasen (Fig. 167, 173), in der Spindel nur Zugfasern nachweisbar, trotzdem sowohl früher als auch später eine Zentralspindel deutlich erkennbar ist.

Auffallend ist es, daß in der ersten Reifungsteilung der Spermatocyten bei dem Auseinanderweichen der Tochterplatten immer einige Chromatinbrocken zwischen denselben zurückbleiben, die den Verbindungsfasern dicht anliegen (Fig. 168 u. 169), eine Erscheinung, die in keiner anderen Teilung der männlichen Keimzellen ein Seitenstück findet.

Auf die Bedeutung dieser Erscheinung werde ich in einem späteren Abschnitt zurückkommen; hier möchte ich nur noch bemerken, daß bei dieser Beobachtung eine Verwechselung mit Mitochondrien ausgeschlossen ist, obwohl solche in allen Generationen der männlichen Keimzellen vorkommen (s. Fig. 178 *m*). Mit den Mitochondrien verhält es sich nämlich bei *Enteroxenos* so, daß sie zwar in einzelnen Serien deutlich hervortreten, indem sie von Eisenhämatoxylin dunkelgrau oder ganz schwarz gefärbt werden; in anderen dagegen sind sie aus dem Cytoplasma total verschwunden, so spurlos, daß sie als völlig aufgelöst betrachtet werden müssen. Bei welchem Punkte der Fixation oder der weiteren Behandlung diese Auflösung geschehen ist, habe ich bis jetzt nicht näher untersucht, da ich die Mitochondrien als außerhalb des Rahmens dieser Arbeit liegend betrachtet habe; aber es kommen in meinem Material mehrere mitochondrienfreie Serien vor, ohne daß ich sagen kann, in welcher Weise dieselben eine andere Behandlung erlitten haben als die Serien, deren Mitochondrien wohl erhalten sind.

In allen Serien — mit und ohne Mitochondrien — habe ich in der ersten Reifungsteilung die Verbindungsfasern mit färbbaren Körnchen belegt gefunden; doch habe ich die Bilder nur da für ganz sicher gehalten, wo keine Mitochondrien in der betreffenden Serie vorhanden waren. Eine solche Serie liegt dann auch allen Abbildungen der Fig. 153—177 zu Grunde, und die zwischen den Tochterplatten der Fig. 168 u. 169 sichtbaren Körnchen können nur als Chromatinbrocken gedeutet werden.

In Betreff der Einschnürung des Zellkörpers und der seitlichen Auswanderung der jungen Tochterkerne aus der Zentralspindel genügt es, auf die Fig. 170 u. 176 hinzuweisen, da sie völlig mit dem über die Spermatogonien Gesagten übereinstimmen.

Die Spermatocyten II. Ordnung haben nur eine sehr kurze Lebensdauer. Die schon während der Anaphase der vorigen Teilung entstandenen Tochtercentrosomen fangen bald an, sich voneinander zu entfernen (Fig. 171—172), auch diesmal durch eine deutliche Zentralspindel miteinander verbunden.

Die Teilungsfigur der zweiten Reifungsteilung bietet nichts, was sie von den früheren Generationen unterscheiden könnte; nur sind, da zwischen beiden Reifungsteilungen die Zelle kaum gewachsen ist, alle Teile derselben entsprechend kleiner als bei der vorigen Teilung.

Auch diesmal teilen sich die Centrosomen in der späten Anaphase je in zwei Hälften, die noch bei der Trennung der Tochterzellen (Fig. 176) dicht zusammenliegen und meistens nahe an der Zelloberfläche gefunden werden.

Nach dem Abbrechen des Zwischenkörperchens sind aus der Spermatocyte II zwei Spermatiden entstanden, jeder mit einem rasch heranwachsenden, kugeligen Kern und zwei der Zellmembran dicht anliegenden Centrosomen. Der Spindelrest wird bald völlig aufgelöst, und die Centrosomen werden so eingestellt, daß ihre Verbindungslinie senkrecht auf der Zelloberfläche steht. Von dem distalen Centrosoma wächst dann bald ein feiner Schwanzfaden aus, womit die Umbildung der Spermatiden schon eingeleitet ist. Dieselbe wird im letzten Kapitel dieser Arbeit näher besprochen.

Besprechender Teil.

Corpuscule central — Centrosom — Centriol.

Bei einem Vergleich der achromatischen Bestandteile der Reifungsteilungen bei *Enteroxenos* findet man einen großen Unterschied zwischen den weiblichen und den männlichen Keimzellen, nicht nur die Strahlungserscheinungen sind verschieden, sondern auch die Cytozentren.

Bei einer Verfolgung der Genese der einzelnen Teile scheint es doch zweifellos, daß der Unterschied des Teilungsapparates als eine direkte Folge der verschiedenen Größe und Struktur beider Zellformen zu betrachten ist, und trotz der großen Abweichung zwischen den Endstadien lassen sich die achromatischen Bestandteile der männlichen und weiblichen Keimzellen ohne Schwierigkeit identifizieren.

Die Strahlungserscheinungen werden in einem späteren Abschnitt besprochen, hier seien nur zunächst die Cytozentren einer kritischen Besprechung unterworfen.

Wie schon bei der Beschreibung hervorgehoben wurde, sind die Oogonien und die Spermatogonien sowohl in Betreff der Zell- als auch der Kerngröße einander völlig gleich. Auch die achro-

matischen Bestandteile der Teilungsfigur stimmen in diesen Zellen auf das genaueste miteinander überein (vgl. Fig. 27—29 mit Fig. 153—156).

In der folgenden Zellgeneration, bei den Oo- resp. Spermatocyten, ließen sich bei den weiblichen Keimzellen zwei Perioden unterscheiden, von denen die erste (Synapsis) auch bei den männlichen nachgewiesen werden konnte, während die zweite (Wachstumsperiode) den weiblichen Zellen eigen war. Auch hier stimmen die ruhenden Cytozentren beider Zellarten während der Synapsis vollständig miteinander überein (Fig. 34 und 159); nach diesem Stadium aber treten in den Spermatocyten die Cytozentren bald in die erste Reifungsteilung ein, ohne eine Veränderung ihrer Größe oder Struktur zu erleiden, während die Oocyten und damit auch ihre Cytozentren in die lange dauernde Wachstumsperiode übergehen. Während dieser Periode wächst der Kern, sowie die ganze Zelle mächtig heran; auch die Cytozentren nehmen etwas an Größe zu, doch nicht mehr, als daß sie am Ende der Wachstumsperiode noch sicher zu identifizieren sind. (Vgl. Fig. 34, 48 mit Fig. 100, die in derselben, und mit Fig. 49, 50 und 52, die in halber Vergrößerung ausgeführt sind.) Sie werden noch auf diesem Stadium von Eisenhämatoxylin völlig schwarz gefärbt und lassen keine innere Struktur erkennen.

Trotzdem aber die Cytozentren während des langen Ruhestadiums der Oocyten keine erhebliche äußere Veränderung erlitten haben, so erscheint es doch, daß in denselben während dieser Zeit latente Kräfte aufgehoben worden sind, die sich bei der Vorbereitung zur ersten Reifungsteilung in auffallenden Veränderungen der Cytozentren selbst, sowie ihrer Umgebungen Ausdruck geben.

Die Cytozentren nehmen jetzt rasch an Größe zu und verlieren dabei an Färbbarkeit. Auf dem Stadium der Figg. 53 und 101 werden sie wohl noch bei schwacher Differenzierung des Eisenhämatoxylin völlig schwarz gefärbt (Fig. 101), erscheinen aber bei weiterer Differenzierung (Fig. 53) blaßgrau und von körniger Struktur. Die weitere Entwicklung der Cytozentren ist oben eingehend beschrieben worden: durch innere Differenzierung wurde das zuerst kompakte Cytozentrum in eine Hohlkugel umgebildet, und in der Mitte derselben kam ganz allmählich ein winziges Körnchen zum Vorschein, das sich während der Metaphase in zwei Körnchen teilte. Am Ende der ersten Reifungsteilung ging das große Cyto-

zentrum zu Grunde, während die beiden Körnchen in seinem Inneren als Cytozentren der zweiten Reifungsteilung fungierten.

Das große, kompliziert gebaute Strahlungszentrum der ersten Reifungsteilung (Fig. 105) läßt sich also auf das kleine, schwarz gefärbte Cytozentrum der Wachstumsperiode direkt zurückführen, und zwar ist es nicht durch Anlagerung fremder Bestandteile um dasselbe herum, sondern durch einfaches Wachstum und durch Entfaltung einer inneren Struktur entstanden.

So klar auch die Verhältnisse der Cytozentren in den Keimzellen von *Enteroxenos* zu Tage treten, so wird es doch, in Betracht der vielen widersprechenden Angaben der Literatur, nicht überflüssig sein, meine Resultate im Lichte derjenigen der ersten Forscher auf diesem Gebiete zu betrachten, um meinen Gebrauch der Namen *Centrosoma* und *Centriol* zu rechtfertigen.

Da die ersten genaueren Beschreibungen der Cytozentren und ihrer Umgebungen sich auf Eier und Blastomeren beziehen, so müssen auch bei *Enteroxenos* die Verhältnisse der Oocyten in erster Reihe zum Vergleich herangezogen werden. Nur ist zu beachten, daß bei *Enteroxenos* die Eier erheblich größer und mehr dotterreich sind als bei *Ascaris*, wo die Cytozentren zuerst studiert wurden; in Uebereinstimmung damit sind auch die Strahlungszentren hier entsprechend größer.

Zuerst wäre hier die von VAN BENEDEN et NEYT (1887) gegebene Darstellung der „sphère attractive“ auf meine Abbildungen der ersten Reifungsteilung (Fig. 104—106) in Anwendung zu bringen. Sie schreiben (p. 52):

„Si l'on examine de plus près la constitution des sphères attractives, on remarque qu'il existe, immédiatement autour des corpuscules polaires, qu'il vaudrait mieux appeler corpuscules centraux, une zone circulaire plus claire, dans les limites de laquelle les radiations sont peu marquées et peu nombreuses. Elle est délimitée par un cercle de granulations assez volumineuses. Des fibrilles réunissent ces granulations aux corpuscules centraux. Nous donnerons à ces zones centrales des sphères le nom de zones médullaires, en réservant le nom de zones corticales à leur couche périphérique.“

Diese Beschreibung gilt, wie man sieht, nicht so sehr dem „corpuscule central“ selbst wie den herumliegenden Zonen, einer inneren hellen Zone, die nach außen von einer dichteren begrenzt

wird. In beiden Zonen treten „radiations“ zu Tage, wenn auch in der hellen Zone „peu marquées et peu nombreuses“.

Wenn auch das Bild bei *Enteroxenos* mehr kompliziert ist, so scheint es mir doch zweifellos, daß VAN BENEDENS „zone médullaire“ und „zone corticale“ den bei *Enteroxenos* beschriebenen hellen (*H* Fig. 104b) und dichten (*D* Fig. 104) Zonen genau entsprechen, und die Kugel (*C*), die von der hellen Zone direkt umgeben wird, kann dann nichts anderes sein als VAN BENEDENS „corpuscule central“.

Nach genauem Studium der Arbeit von VAN BENEDEN et NEYT scheint mir diese Deutung so wahrscheinlich, daß ich sie trotz der widersprechenden Angabe von VAN BENEDEN selbst bei *Thysanozoon brocchi* (VAN DER STRICHT 1897) doch festhalten muß¹⁾.

In Fig. 117, Taf. XXI ist aus VAN DER STRICHTS Abhandlung eine Abbildung reproduziert worden. Man sieht hier bei *Thysanozoon* ein Stadium der Oocyten I, wo die Kernmembran eben in Auflösung begriffen ist, also etwa meiner Fig. 59 entsprechend. In der Strahlung sieht man dieselben Zonen wie bei *Enteroxenos*, und auch das Cytozentrum scheint einen ganz ähnlichen Bau zu haben, eine körnige Hohlkugel mit einem dunkel gefärbten Körnchen in der Mitte; nur ist bei *Thysanozoon* das Cytozentrum noch erheblich größer als bei *Enteroxenos*.

Der Punkt *a* (Fig. 117) entspricht ganz sicher dem zentralen Körnchen *e* bei *Enteroxenos* (Fig. 104), die Kugel *a'* ist mit der Hohlkugel *C* homolog und die helle, innere Schicht der Strahlung *a''* (Fig. 117) stimmt in jeder Beziehung mit der hellen Zone *H* bei *Enteroxenos* überein.

Wenn aber die bei VAN DER STRICHT gegebene Deutung dieser Gebilde (*a* corpuscule central, *a'* zone médullaire, *a''* zone corticale) die richtige wäre, so würde kaum ein Wort der ursprünglichen Beschreibung (VAN BENEDEN et NEYT 1887) der „sphère attractive“ auf diese neuen Objekte in Anwendung gebracht werden können, während sie sonst ein außerordentlich zutreffendes Bild der auch bei anderen Objekten vorkommenden Polstrahlungen gibt.

Und auch abgesehen von der Beschaffenheit der „sphère attractive“ ist es kaum möglich, daß der Punkt *a* Fig. 117 (*c* Fig. 104)

1) Der Widerspruch zwischen VAN BENEDENS ursprünglicher Beschreibung und seiner Aussage bei VAN DER STRICHT ist schon von BOVERI (1901) nachgewiesen worden.

mit dem *corpuscule central* (VAN BENEDEN) zu identifizieren wäre.

Erstens lassen sich die Strahlen bei *Enteroxenos* während einer Teilung nie länger zentripetal verfolgen als bis zur Oberfläche der Kugel *C*, und dasselbe ist nach VAN DER STRICHT auch bei *Thysanozoon* der Fall. Bei der Einleitung zur folgenden Teilung treten zwar bei beiden Objekten auch Strahlen auf, die auf das jetzt in zwei geteilte, innere Körnchen zentriert sind. Dies ist aber für unsere Frage ohne Bedeutung, da es, bei Kenntnis der cyklischen Veränderungen der Cytozentren, dringend geboten erscheint, bei jeder Homologisierung dieser Gebilde immer nur entsprechende Teilungsphasen in den Vergleich hineinzuziehen. VAN BENEDENS Beschreibung der „*sphère attractive*“ bezieht sich auf die mittleren Teilungsphasen, und läßt sich daher nicht direkt auf die frühe Prophase in Anwendung bringen.

Dann wird von VAN BENEDEN et NEYT „*la sphère attractive avec son corpuscule centrale*“ ausdrücklich als „*un organe permanent, non seulement pour les premiers blastomères, mais pour toute cellule*“ bezeichnet. Diese Aussage läßt sich nicht auf das innere Körnchen *c* des *Enteroxenos* anwenden.

Dieses Körnchen ist nämlich, wie oben gezeigt wurde, keineswegs als ein permanentes Zentrum der Strahlung anzusehen erstens ist es nicht in allen Teilungsphasen nachweisbar und dann auch nur in den großen Zellen, den Eiern und den Blastomeren, während es in den Keimzellen vor ihrer Wachstumsperiode, sowie in allen Gewebszellen des Tieres selbst bei stärkster Vergrößerung nicht nachgewiesen werden kann.

Gleichzeitig mit VAN BENEDEN hat auch BOVERI (1887, 88) das Cytozentrum der *Ascarisblastomeren* einer ersten Untersuchung unterworfen und es als ein permanentes Organ der Zelle beschrieben.

In der Mitte des *Archoplasma* findet sich nach BOVERI (1888, p. 68), „von einem hellen Hof umgeben und durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen vor der Umgebung ausgezeichnet, ein kleines kugeliges Körperchen“, das er „mit VAN BENEDEN und NEYT“ als „Zentralkörperchen“ oder als „Centrosoma“ bezeichnet.

In derselben Arbeit wird auch beschrieben, wie die Centrosomen während der Vorbereitung zur ersten Furchungsteilung stark aufquellen, an Lichtbrechungsvermögen verlieren, und in ihrem Zentrum noch ein kleines, dichteres Korn entdecken lassen. Dieses Körnchen wurde später mit dem Namen *Centriol* belegt.

Auch in späteren Arbeiten (1895, 1901) hat BOVERI seinen Centrosomabegriff durch eingehende Beschreibung der Cytozentren anderer Zellarten und durch konzise Definitionen klargestellt, und es bietet in der Tat keine Schwierigkeit, die verschiedenen Elemente der Cytozentren bei *Enteroxenos* mit den von BOVERI beschriebenen zu homologisieren.

Ich brauche daher nur hinzuzufügen, daß, wenn ich schon oben bei der Beschreibung die Namen *Centrosoma* und *Centriol* benutzt habe, so ist dies immer im BOVERISCHEN Sinne geschehen.

Mit Hinweis auf Fig. 104 möchte ich hier noch meine Stellung zu den beiden Begründern des Centrosomabegriffes genau präzisieren.

Die mit *C* bezeichnete Kugel repräsentiert VAN BENEDENS „*corpuscule central*“ und BOVERIS *Centrosoma*, und das Körnchen *c* in der Mitte derselben ist das „*Centriol*“ (BOVERI). — Die helle Zone *H* der Strahlung, die dem *Centrosoma* direkt anliegt, ist mit der „*zone médullaire*“ (VAN BENEDEN) und dem „hellen Hof“ (BOVERI) zu identifizieren, während die nach außen folgende „dichte Zone“ *D* der „*zone corticale*“ (VAN BENEDEN) entspricht.

Es wurde schon oben erwähnt, daß bei *Thysanozoon*, wie auch bei *Enteroxenos*, in der ersten Prophase der zweiten Reifungsteilung die Strahlen direkt an die Centriolen herantreten. Bei näherer Betrachtung dieser Verhältnisse wird sich uns die Frage nach dem gegenseitigen Verhalten zwischen Centrosom und Centriol stellen.

Durch eine Reihe früherer Arbeiten (GRIFFIN 1896, MAC FARLAND 1897, VAN DER STRICHT 1898, COE 1899, BOVERI 1901, CONKLIN 1902, SCHOCKAERT 1901, 02, VEJDOVSKY und MRÁZEK 1903 u. a.) ist schon bekannt geworden, daß in Zellen mit sehr großen Centrosomen diese nicht völlig in die beiden Tochtercentrosomen aufgenommen werden, sondern daß „in dem spindelförmigen Körper, der als Ganzes dem alten *Centrosoma* entspricht, die beiden Tochtercentrosomen sich durch Differenzierung ausbilden“ (MAC FARLAND 1897, p. 30). — Als Grundlage dieser neugebildeten Centrosomen dienen dann die beiden Centriolen, die schon im Muttercentrosoma sichtbar waren.

BOVERI, der (1901) eine Reihe solcher Fälle zusammengestellt und kritisch besprochen hat, ist in Bezug auf *Ascaris*, wie auch auf die übrigen von ihm untersuchten Objekte, zu dem Resulta

gekommen, daß (p. 78) „im Zentrum der Sphäre auf allen Stadien zwei ineinander geschaltete Gebilde (Centrosom und Centriol) existieren“. Doch ließen sich bei *Ascaris* die verschiedenen Bilder auch durch eine andere Annahme, die auch von BOVERI (zwar nur als eine sehr unwahrscheinliche Möglichkeit) erwähnt wurde, erklären, die nämlich, daß „nach der Verkleinerung des Mutter-centrosoms die beiden Centriolen sehr stark wachsen — bis sie zu den Centrosomen werden“, und daß „sich im Innern dieses Gebildes auf einem gewissen Stadium ein neues Centriol differenziert, dessen Teilstücke ihrerseits wieder zu den Centrosomen der nächsten Generation heranwachsen würden“.

Wenn sich auch diese letztere Annahme bei *Ascaris* nicht verwirklicht, so scheint sie doch bei einer Reihe anderer Objekte zu gelten.

Bei *Thysanozoon* wird von VAN DER STRICHT (1897) und SCHOCKAERT (1901, 02) beschrieben, daß im Centrosoma während der Teilung ein zentrales Körnchen existiert, zu dem keine Strahlen hineindringen, daß aber in der frühen Prophase der nächsten Teilung die beiden Teilstücke dieses Körnchens als Zentren der neuen Strahlung persistieren. — Bei der großen Uebereinstimmung der direkten Beobachtungen beider Autoren scheint eine Differenz in ihrer Deutung der vorliegenden Tatsachen von untergeordneter Bedeutung zu sein; während nämlich VAN DER STRICHT das zentrale Körnchen durch eine innere Differenzierung des Centrosoma entstehen sieht, glaubt SCHOCKAERT in dem Centrosoma eine Anlagerung chromatophiler Substanz außerhalb des „corpuscule primitif“ zu ersehen.

Bei *Crepidula* sind von CONKLIN (1902) ähnliche Verhältnisse konstatiert worden und nach ihm können die cyklischen Umbildungen des Cytozentrums in dem folgenden Satz summiert werden (p. 53): „The minute granules at the poles of the central spindle enlarge until they become hollow spheres within which new centrosomes and central spindles appear.“

Und bei *Rhynchelmis* ist von VEJDOVSKY und MRÁZEK (1903) das endogene Entstehen neuer „Centroplassen“ innerhalb der alten in überzeugender Weise konstatiert worden.

Auch an anderen Objekten — *Thalassema* (GRIFFIN 1896), *Haminea* (SMALLWOOD 1904) u. a. — sind Verhältnisse beschrieben, die darauf hindeuten, daß die Centriolen einer Teilung als Centrosomen der folgenden fungieren.

Wie aus meiner obigen Beschreibung hervorgeht, ist auch bei

Enteroxenos ein solches Verhalten der Cytozentren verwirklicht: durch innere Differenzierung entsteht in dem Centrosoma ein Centriol und nachdem es sich geteilt hat, persistieren die beiden Tochtercentriolen als die Cytozentren der folgenden Zellgeneration, während das alte Centrosoma zu Grunde geht.

Bei allen diesen Fällen, wo das Centrosoma bei dem Uebergang von einer Zellgeneration zur nächsten ganz oder teilweise zu Grunde geht, während die Centriolen — allein oder mit einer dünnen Centroplasmaschicht belegt — die Kontinuität der Cytozentren vermitteln, sind die Beobachtungen an großen, dotterreichen Zellen gemacht, deren Teilung nur durch einen kräftig wirkenden Strahlungsapparat bewerkstelligt werden konnte. In kleinen Zellen dagegen werden auch meistens ganz kleine Cytozentren angetroffen, die keine innere Struktur offenbaren und die in der Anaphase jeder Zellteilung ohne Substanzverlust in zwei Tochterzentren zerlegt werden.

Eine interessante Zwischenstellung nehmen in dieser Beziehung die Cytozentren der Spermatocyten von *Ascaris* ein (BRAUER 1892 a, BOVERI 1901); sie stimmen mit den „großen“ Cytozentren darin überein, daß sie eine innere Struktur erkennen lassen und doch gehen sie, wie die „kleinen“, ohne Substanzverlust in die Tochterzentren über.

Die Centriolen sind von BOVERI (1901) als die „Teilungsorgane“ der Centrosomen bezeichnet worden, aber nur bis zu einer gewissen Größe der Centrosomen scheint nach dem obigen ihre Teilung durch die Anwesenheit der Centriolen gesichert zu sein.

In Uebereinstimmung mit meiner im folgenden Abschnitt besprochenen Anschauung über die Teilungsmechanik möchte ich annehmen, daß die Oberflächenspannung der Centrosomen bei ihrer Teilung eine wichtige Rolle spielt, indem sie eine Abrundung der Centrosomenhälften um die beiden Centriolen herum bewirkt. In Zellen mit stark entwickelter Strahlung können aber die Centrosomen während der Karyokinese über ihr gewöhnliches Maß hinauswachsen, und hier wird die Oberflächenspannung nicht mehr zureichen, um eine Abrundung der Centroplasamasse um die relativ sehr kleinen Centriolen zu bewirken. Als Teilungsorgane, im eigentlichen Sinne des Wortes, können daher in solchen Fällen die Centriolen nicht bezeichnet werden; wenn sie jedoch gerade in diesen großen Centrosomen konstant vorzukommen scheinen, so deutet dies darauf hin, daß sie auch in anderer Weise für die Kontinuität der Cytozentren von Bedeutung sind.

Schon BOVERI hat (1901, p. 109) die großen Centrosomen mit dotterreichen Eiern verglichen, indem er „das riesige Wachstum der Centrosomen“ auf die „Einlagerung einer mehr passiven Füllmasse, eines Centrodeutoplasma“ zurückführt, „aus dem sich vor oder bei der Teilung das Centroprotoplasma absondert“. Diese „aktive“ Substanz sollte dann in der dünnen Centroplasmaschicht abgelagert sein, die sich, nach BOVERI, „um die beiden Centriolen zusammenzieht und abgrenzt und dadurch die Teilung bewirkt“.

Da ich, in Uebereinstimmung mit mehreren Autoren, keine solche Zusammenziehung einer Centroplasmaschicht um die Centriolen finden konnte, so muß ich mir das Verhalten zwischen Centrosoma und Centriol in folgender Weise vorstellen:

In ursächlicher Verbindung mit der mächtigen Polstrahlung dotterreicher Zellen steht eine Anschwellung der Centrosomen, die durch Aufnahme „passiver“ Bestandteile bewirkt wird.

Gleichzeitig mit dieser Anschwellung wird aber die „aktive“ Substanz des Centrosoma in seinem Zentrum herausdifferenziert und kommt hier bald als ein immer stärker färbbares Körnchen, das Centriol, zum Vorschein. Wenn diese Verdichtung der aktiven Substanz bis zu einem gewissen Punkt gesteigert worden ist, fängt das Centriol seine Tätigkeit an; diese wird gewöhnlich durch die Teilung des Centriols eingeleitet¹⁾, um sich dann später auch in der Umgebung desselben bemerkbar zu machen. Für den Verlauf dieser Wirksamkeit scheint es von untergeordneter Bedeutung zu sein, ob die Centriolen beim Beginn ihrer Tätigkeit noch „nackt“ sind oder ob sich um sie herum eine Centroplasmaschicht zusammengezogen hat.

Von dem Augenblick an, wo die neuen Strahlen entstanden und bis an die beiden neuen Zentren herangetreten sind, sind diese aber nicht mehr als Centriolen zu betrachten, sondern als die Centrosomen der eben eingeleiteten folgenden Teilung. Sie können dann wieder ihrerseits mit der wachsenden Strahlung stark aufquellen, während ihre „aktive“ Substanz in neue Centriolen konzentriert wird.

Diese cyklischen Veränderungen treten bei Enteroxenos zum erstenmal in den Oocyten — nach ihrer Wachstumsperiode — ein und

1) Eine Ausnahme von dieser Regel ist bei VEJDOVSKY u. MRAZEK (1903) beschrieben und wird in dem folgenden Abschnitt dieser Arbeit näher besprochen.

werden sich nach der Befruchtung bei jeder Zellgeneration wiederholen, so lange, bis die Blastomeren für ihre Teilung keinen starken Strahlungsapparat mehr nötig haben. Mit der Abnahme der Strahlung hört auch das starke Aufquellen der Centrosomen auf, und sie werden in den Mikromeren, wenn die Spannung der Polstrahlung in der Anaphase genügend abgenommen hat, durch den Zug ihrer Oberflächenspannung zwischen beiden Centriolen eingeschnürt und — wie auch vor der Wachstumsperiode in jeder Zellgeneration der Fall war — ohne Substanzverlust in zwei Tochtercentrosomen geteilt.

Mit der starken Größenabnahme der Centrosomen verschwindet aber auch jede Möglichkeit, ihre innere Struktur zu untersuchen. Sie werden jetzt in allen Teilungsphasen von Eisenhämatoxylin völlig schwarz gefärbt, und es läßt sich auch bei keiner anderen bis jetzt bekannten Methode entscheiden, ob innerhalb derselben noch kleinere Zentralgebilde vorkommen.

Es ist aber dies, meiner Meinung nach, keine wichtige Frage. Aus den Beobachtungen an den großen Centrosomen geht hervor, daß zwischen Centrosomen und Centriolen kein Wesensunterschied bestehen kann, die Centrosomen der einen Zellgeneration waren als die Centriolen der vorhergehenden Generation schon vorhanden. Und während die Centriolen der aufgequollenen Centrosomen für das Erhalten der Kontinuität der Cytozentren eine große Bedeutung haben, sind sie in den kleinen nur als ein Ausdruck der Teilungsmechanik der Centrosomen anzusehen; hier wird ja nämlich keine nachweisbare Menge von „Centrodeutoplasma“ aufgenommen, und eine Konzentrierung der „aktiven“ Substanz in der Mitte des Centrosoma könnte wohl für ihre Teilung von Bedeutung sein, aber die gesetzmäßige Vererbung dieser Substanz auf die folgende Zellgeneration wird hier von dem Centrosoma selbst besorgt.

Die Strahlungszentren wurden von BOVERI (1887—1888) und VAN BENEDEN (1887) als permanente Organe der Zelle beschrieben, und es ist später in der Literatur mehrmals die Frage erörtert, ob diese Permanenz für die Centrosomen gelten sollte, oder für die Centriolen, oder ob endlich, wie von BOVERI (1901) hervorgehoben wurde, beide Zentren als „zwei ineinander geschaltete Gebilde“ permanent vorkämen.

Wenn Centrosoma und Centriol als zwei verschiedene, scharf getrennte Begriffe aufgefaßt werden, so würde, nach dem oben beschriebenen Verhalten der „großen“ Cytozentren vieler Tierformen, diese Frage nur so beantwortet werden müssen, daß

weder das Centrosoma noch das Centriol als permanente Gebilde anzusehen seien, indem sie nicht über die Grenzen einer Zellgeneration hinaus in ihrer ursprünglichen Bedeutung bestehen bleiben.

Sie sind aber, wie ich glaube, keine getrennten Gebilde, sondern das Centriol ist nur als ein Teil des Centrosoma anzusehen. Die Kontinuität der Centrosomen von einer Zellgeneration in die nächste wird daher eben durch die in den Centriolen niedergelegte Substanz bewahrt.

Es ist hier von Interesse, zwischen Kern und Centrosoma eine Parallele zu ziehen. Der Kern wächst bei *Enterixenos*, wie bei so vielen anderen Tieren, während der Wachstumsperiode riesig heran, und es wird viel mehr Chromatin in demselben gebildet als in den Kernen der Gewebszellen. Vor der ersten Reifungsteilung wird aber das jetzt überflüssige Chromatin im Cytoplasma gelassen, während nur die in den Chromosomen niedergelegte Chromatinmenge in die Kernbildung der nächsten Zellgeneration übergeht. Dasselbe wiederholt sich auch im befruchteten Ei und in den Blastomeren; die Chromatinmenge dieser dotterreichen Zellen wird jedesmal zu groß, um durch eine Mitose geteilt zu werden, und ein Teil derselben wird schon vor der Mitose abgeworfen.

So auch mit den Centrosomen; solange die zur Zellteilung erforderliche Arbeit erheblich größer ist als in den Gewebszellen, so lange wächst auch das Centrosoma in jeder Zellgeneration über sein gewöhnliches Maß hinaus, um vor dem Uebergang zur nächsten Generation wieder auf ein Minimum reduziert zu werden.

Ebensowenig aber, wie man die Kontinuität der Chromatinsubstanz, wegen des Zerfalls eines Teiles derselben, in Abrede stellen kann, ebensowenig läßt sich auch die Permanenz der Centrosomen verneinen, wenn man eben nicht auf die morphologischen Grenzen derselben, sondern auf die physiologisch wirksame Substanz das Hauptgewicht legt.

Wenn ich auch nach dem oben Erörterten auf die scharfe Trennung der beiden Begriffe Centriol und Centrosom kein großes Gewicht legen kann, möchte ich doch noch die Frage etwas näher erörtern, ob die kleinen Cytozentren der Gewebszellen und der männlichen Geschlechtszellen als Centrosomen oder als Centriolen zu betrachten sind.

Meine eigene Stellung zu dieser Frage tritt schon in dem Vorhergehenden mehrmals zu Tage. Ich glaube, in den permanent vorkommenden kleinen Cytozentren solcher Zellen Centrosomen zu sehen, deren Centriolen — wenn überhaupt vorhanden — noch nicht nachgewiesen worden sind.

Dieselbe Frage ist aber von MEVES (1902 a, b) in entgegengesetzter Richtung beantwortet worden, und andere Forscher (v. LENHOSSÉK [Diskuss. MEVES 1902 a], SCHREINER 1905) haben sich ihm angeschlossen; es wird daher nicht überflüssig sein, meine Stellung zu dieser Frage etwas eingehender zu begründen.

Zuerst möchte ich gegen den von MEVES gebrachten „Beweis“, daß die Doppelkörnchen der Gewebszellen mit den Centriolen homolog seien, einige Einwendungen machen, um dann später meine eigenen Gründe für die entgegengesetzte Annahme vorzulegen.

Bei unserer Kenntnis der auffallenden cyklischen Veränderungen der „großen“ Centrosomen scheint es einleuchtend, daß bei einem Vergleich verschiedener Zellarten immer nur genau entsprechende Teilungsphasen miteinander verglichen werden dürfen, und besonders gilt dies, wenn der ganze Lebenszyklus der Zentren dieser Zellarten nicht bekannt ist.

Von diesem Gesichtspunkt aus scheint mir das Objekt, das MEVES für seinen Beweis benutzt hat — die Spermatocyten bei *Lithobius* — nicht günstig. Die Zellteilung ist hier nur stückweise bekannt (MEVES u. KORFF 1901), so daß sich über die cyklischen Umbildungen des Cytozentrums kein Ueberblick gewinnen läßt. Und eben bei dieser Art scheint eine genaue Kenntnis aller Teilungsphasen dringend geboten, da der Strahlungsmodus hier atypisch ist. Die Cytozentren liegen nämlich nicht an den Spindelpolen, sondern unmittelbar unter der Zellperipherie, und dadurch wird nicht nur das Bild der Strahlung, sondern sicherlich auch dasjenige der Cytozentren modifiziert.

Als Ausgangspunkt für seine Beweisführung werden von MEVES zwei Abbildungen der Spermatocyten von *Lithobius* demonstriert, die eine aus der Prophase der ersten Reifungsteilung, die andere aus der Metaphase der zweiten; in beiden sieht man große blasse Cytozentren, in deren Mitte zwei stark färbbare Körnchen sichtbar sind.

Ich finde es, mit MEVES, trotz der fehlenden Kenntnis wichtiger zwischenliegender Teilungsphasen, sehr wahrscheinlich, daß die großen, blassen Kugeln als Centrosomen zu betrachten sind,

und die kleinen innerhalb derselben als Centriolen. Dann haben wir aber hier einen sehr selten vorkommenden Fall vor uns, wo auch in den männlichen Keimzellen die Centrosomen aufgequollen sind und wo ihre Kontinuität während der aufeinander folgenden Generationen wahrscheinlich nur durch die Centriolen bewahrt wird; was bei der einen Teilung als Centriolen bezeichnet werden muß, wird bei der nächsten als Centrosomen wiedergefunden¹⁾.

Durch diese Tatsache verlieren aber meiner Meinung nach die Ausführungen von MEVES an Beweiskraft.

Ich führe im folgenden dieselben wörtlich an (MEVES 1902 b, p. 47): „Diejenige Beobachtung nun, welche beweist, daß die Doppelkörnchen der Samenzellen von Wirbellosen und Wirbeltieren mit Centriolen identisch sind, ist folgende.

Wenn eine Spermatide von *Lithobius* sich zum Samenfaden umwandelt, so wachsen die Zentralkörner, bzw. das eine von ihnen, zu einem kolossal langen Faden aus, welcher die Achse des sogen. Mittelstückes der reifen Spermie bildet. Die Centrosomen erleiden im Beginn dieses Prozesses einen Zerfall und sind . . . bald nicht weiter nachweisbar.

Die Zentralkörner oder Centriolen von *Lithobius* zeigen demnach das gleiche Verhalten bei der Histogenese der Spermien, wie es von den Doppelkörnchen bei Mollusken und bei Selachiern konstatiert worden ist. Und die Doppelkörnchen dieser Tiere sind ihrerseits, wie wiederum die Vorgänge bei der Histogenese der Spermien ergeben, mit denjenigen der Amphibien und Säugetiere identisch.

Daraus geht hervor, zunächst, daß die Doppelkörnchen der Samenzellen überall als Centriolen anzusehen sind. Daß aber diese Doppelkörnchen der Samenzellen denjenigen der übrigen Gewebszellen homolog sind, daran zu zweifeln, ist nicht gut möglich. Es folgt also weiter, daß die Doppelkörnchen der sämtlichen Gewebszellen als Centriolen aufzufassen sind.“

So weit MEVES; ich gebe gern zu, daß die Doppelkörnchen der Spermatiden — soweit bis jetzt bekannt — überall als homolog zu betrachten sind, und auch, daß sie sich mit denjenigen der Gewebszellen homologisieren lassen. Aber daß sie alle Centriolen sind, geht meiner Meinung nach nicht aus MEVES' Darlegungen hervor.

Die beiden Körnchen, die bei *Lithobius* in der Metaphase der Spermatocyten II als Centriolen in der Mitte eines großen Centrosoma gelegen waren, werden nach dem Zerfall des Cen-

1) Diese Annahme wird durch eine Betrachtung der von BLACKMAN (1905) beschriebenen Cytozentren bei *Scolopendra heros* bestätigt.

trosoma in dem Cytoplasma der Spermatiden wiedergefunden. Sind sie immer noch als Centriolen zu betrachten, oder als Centrosomen? Diese Frage wird bei *Lithobius* kaum eine Beantwortung finden können.

Die Spermatiden haben im Dienste ihrer speziellen Differenzierung ihr Teilungsvermögen völlig eingebüßt, und ihre Cytozentren können daher nicht in ihrer gewöhnlichen Tätigkeit beobachtet werden. Wenn aber die Cytozentren der Spermatocyten mit den aufgequollenen Centrosomen in Eiern und Blastomeren homolog sind, dann läßt sich auch bei *Lithobius* ein ähnlicher Lebenscyklus derselben, wonach die Centriolen einer Zellgeneration sich in die Centrosomen der folgenden entwickeln, voraussetzen.

Die Doppelkörnchen der Spermatiden könnten aber dann mit gleichem Recht beide Namen tragen; man könnte sie im Hinblick auf die vollendete Zellteilung noch Centriolen nennen, oder Centrosomen, wenn man auf die — hier zwar nicht eintretende — folgende Teilung Rücksicht nimmt.

Hierin liegt aber ein sehr wesentlicher Nachteil bei dem von MEVES benutzten Beweismaterial; bei den meisten anderen Objekten nämlich, wo die Cytozentren der Spermatocyten nicht aufgequollen sind, läßt sich auch der Name der Doppelkörnchen der Spermatiden sicher bestimmen. Ich werde nun im folgenden versuchen, auf Grundlage meiner Beobachtungen an *Enteroxenos* die Homologieverhältnisse der Doppelkörnchen klarzulegen.

In Textfig. D ist eine Reihe Cytozentren aus den Keimzellen von *Enteroxenos* zusammengestellt, alle in derselben Vergrößerung ausgeführt. Sämtliche Abbildungen werden auch in den Tafeln wiedergefunden.

Ich glaube, noch auf anerkannt sicherem Boden zu stehen, wenn ich in den völlig entwickelten Cytozentren der ersten Reifungsteilung (Textfig. D 1) die große, blasse Kugel, an deren Oberfläche die Strahlen herantreten, als das Centrosoma bezeichne und die beiden im Innern desselben hervortretenden Körnchen als die Centriolen.

Wenn wir die Genese dieser Gebilde rückwärts verfolgen (Textfig. D 1—8), so ergibt sich als Resultat, daß die Centriolen noch ganz jung sind, während die Centrosomen kontinuierlich bis in die Oogonien zurück verfolgt werden können, und noch weiter durch die vorhergehenden Zellgenerationen.

Die zwei Centriolen der Metaphase (1) stammen von dem einen her, das wohl in der späten Prophase deutlich hervortritt (2), in der früheren aber noch nicht nachweisbar ist (3).

Die Centrosomen werden in der Metaphase auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung angetroffen (1), als große, körnige Hohlkugeln, mit einer hellen Flüssigkeit gefüllt. Das Lumen dieser Kugel wird, je länger wir in der Prophase zurückgehen, immer kleiner, bis es zuletzt nicht mehr nachweisbar ist (1—4), und das Centrosoma gibt jetzt in stark differenzierten Eisenhämatoxylin-

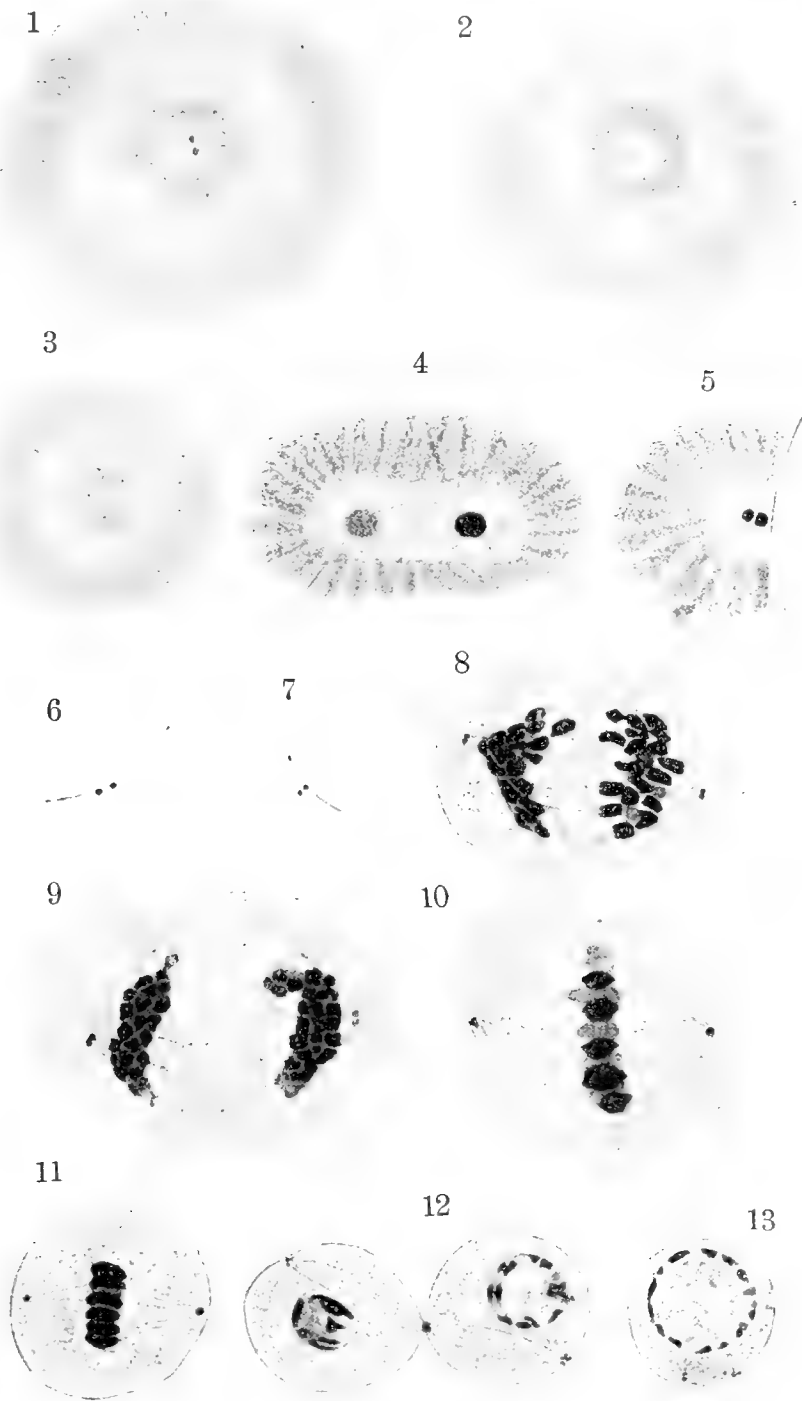


Fig. D.

präparaten das Bild einer blassen, kompakten Kugel, von derselben körnigen Substanz wie die Hohlkugel der Metaphase (4 links). Die Färbbarkeit der Centrosomen ist aber jetzt erheblich größer als in der späteren Prophase, und bei etwas schwächerer Differenzierung des Präparates zeigen sich die Centrosomen völlig schwarz gefärbt (4 rechts). Auf noch früheren Stadien, beim ersten Beginn ihrer Tätigkeit nach der vollendeten Wachstumsperiode (5) ist ihre Färbbarkeit so stark, daß sie auch bei stärkster Differenzierung ihre schwarze Farbe behalten.

Auf allen Stadien der Wachstumsperiode lassen sich an günstig getroffenen Schnitten dieselben zwei Kügelchen rückwärts verfolgen, bis sie am Anfang der Wachstumsperiode (6) und während der Synapsis (7) als winzige Doppelkörnchen dicht an der Kernmembran liegend gefunden werden. Diese Körnchen lassen sich aber auch kontinuierlich in die Doppelkörnchen der Anaphase der letzten Oogonienteilung zurückverfolgen (8), die wieder durch Teilung des einen in der Metaphase dieser wie aller übrigen Teilungen an jedem Pol vorkommenden Cytozentrums entstanden sind.

Damit sind wir von den infolge der Dotteransammlung veränderten Cytozentren der großen Oocyten zu den viel einfacheren der Oogonien gelangt, und ich glaube, es lassen sich diese Verhältnisse in keiner anderen Weise deuten, als daß die kleinen Cytozentren der Oogonien mit den großen Hohlkugeln, den Centrosomen, der ersten Reifungsteilung identisch sind, und daß der komplizierte Bau der letzteren durch Wachstum und innere Differenzierung der ersteren entstanden ist.

Die Cytozentren der Oogonien stimmen aber in jeder Beziehung mit denjenigen der Spermatogonien (9) und Spermatocyten I. (10) und II. Ordnung (11) überein, und die Doppelkörnchen der Anaphase dieser Zellgenerationen sind also auch Centrosomen und keine Centriolen.

Die Doppelkörnchen der Spermatocyten II können kontinuierlich in die Spermatiden hinein verfolgt werden (12, 13), wo das eine derselben — wie im letzten Kapitel dieser Arbeit gezeigt werden soll — zu dem Achsenfaden des Mittelstückes hinauswächst, während schon vorher in Verbindung mit demselben ein extracellulärer Schwanzfaden zum Vorschein gekommen ist.

In Uebereinstimmung mit MEVES halte ich die Doppelkörnchen der Spermatiden aller Tierformen für homologe Gebilde, und da sie bei *Enteroxenos* unzweifelhafte Centrosomen sind, so läßt sich

dasselbe auch im allgemeinen über die Cytozentren und Doppelkörnchen männlicher Geschlechtszellen und Gewebszellen sagen.

Von großem Interesse ist in dieser Beziehung auch der von GOLDSCHMIDT (1905) gebrachte Nachweis, daß bei *Zoogonus mirus* die eigentümlichen, stäbchenförmigen Cytozentren der ersten Reifungsteilung während der zweiten Teilung abgerundet werden, wobei sie sich auch als wahre Centrosomen erweisen.

Ich möchte hier noch zuletzt hervorheben, daß bei der Frage, ob die „kleinen“ Cytozentren „Centrosomen“ oder „Centriolen“ seien, das Wesentliche nicht in einer Feststellung des richtigen Namens der Cytozentren liegt. Es besteht meiner Meinung nach kein Gegensatz zwischen diesen beiden Begriffen, und die ganze Frage wäre dann nur als eine Formsache zu betrachten. Der Wesensunterschied beider Ansichten liegt vielmehr in der Entscheidung, ob die großen Centrosomen der Eier und Blastomeren als sekundäre und außerhalb des ursprünglichen Cytozentrums entstandene Bildungen zu betrachten seien, die in den Gewebszellen nicht ihr Seitenstück finden. Die Strahlungsphänomene großer Zellen müßten dann auch von wesentlich anderer Art sein als diejenigen der kleinen.

Wie im obigen gezeigt worden ist, glaube ich, keinen solchen Unterschied zwischen den verschiedenen Zellformen zu finden, und die oft sehr abweichenden Bilder der Teilungsphänomene lassen sich alle in einer und derselben Weise erklären, nur muß die Komplikation der Bilder in demselben Maß gesteigert werden wie die bei der Teilung in Anspruch genommenen Kräfte.

Mechanik der Teilung.

Die Strahlungsphänomene treten bei *Enteroxenos* in den Reifungsteilungen außerordentlich deutlich hervor, und ehe ich die Besprechung der achromatischen Bestandteile abschließe, möchte ich auch noch die Umriss einer Teilungsmechanik zeichnen, die sich aus meinen Bildern herauslesen läßt.

Schon in den ersten Jahren nach der Entdeckung der indirekten Kernteilung wurde von mehreren Forschern eine Erklärung der Teilungsmechanik versucht, indem die Radialstrahlung meistens als Ausdrücke einer Strömung im Cytoplasma betrachtet wurden. Entweder wurde eine zentrifugale Strömung des bei der Auflösung der Kernmembran austretenden Kernsaftes vorausgesetzt (AUERBACH), oder eine zentripetale Strömung

der homogenen Zellsubstanz (O. HERTWIG, FOL). Vor allem hat doch BÜTSCHLI in seinem großen Werke über „die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc.“ 1876, den Grund zu unserer Kenntnis der Strahlungsphänomene gelegt.

Er sah (p. 414) „in der strahligen Anordnung des Plasmas um die Zentralhöfe den Ausdruck einer von diesen ausgehenden, physikalisch-chemischen Aenderung des Plasmas“, wobei die Radian also nicht direkt als Strömungsbahnen, sondern als sekundäre Wirkungen eines zentrifugal vom Zentralhofe ausgehenden Agens anzusehen sind.

Diese verschiedenen Theorien, die größtenteils nach Beobachtungen an lebendem Material aufgestellt worden sind, haben das eine gemein, daß die Radian der Teilungsfiguren hier überall als Ausdruck einer Bewegung innerhalb des Cytoplasma angesehen werden.

In den letzten Dezennien des 19. Jahrhunderts wurde jedoch diese Auffassung von den verschiedenen Theorien eines fibrillären Baues der Strahlen in den Schatten gestellt. Diese Theorien sind besonders, und zwar in verschiedenen Richtungen, von VAN BENEDE (1883, 87), BOVERI (1888), HERMANN (1891), DRÜNER (1895), HEIDENHAIN (1894 und spätere Arbeiten) und KOSTANECKI (1895—97) aufgestellt und weiter ausgeführt worden; ich werde aber hier nicht näher auf ihren Inhalt eingehen, da sich die Verhältnisse bei *Enteroxenos* in keine dieser Theorien zwanglos einordnen lassen. Schon KOSTANECKI, der sonst völlig auf dem Boden der HEIDENHAINschen Theorie der „organischen Radian“ steht, hat auf die Schwierigkeit einer Anwendung derselben bei den Reifungsteilungen hingewiesen, und durch die außerordentlich interessante Arbeit von VEJDOVSKY und MRÁZEK (1903) über *Rhynchelmis* scheinen mir die Theorien der „festen Fibrillen“ im Cytoplasma einen unüberwindlichen Stoß erlitten zu haben, indem keine derselben ausreicht, um die hier demonstrierten Strahlungsphänomene zu erklären.

Nur als Strömungserscheinungen lassen sich, wie die Autoren auch selbst ausgesprochen haben, die Bilder deuten, die in den Polstrahlungen bei *Rhynchelmis* zum Vorschein kommen, und auch bei *Enteroxenos* scheint mir keine andere Deutung möglich. Auf vielen Punkten stimmen meine Beobachtungen mit den von BÜTSCHLI (1876) gemachten überein, und auch in Betreff der Teilungsmechanik läßt sich noch auf der hier von ihm gebildeten Grundlage weiterbauen.

Die Auffassung der Radian als Strömungserscheinungen im

Cytoplasma ist zwar während der ganzen Zeit von einer Reihe von Forschern aufrecht erhalten (MARK, BÜTSCHLI, v. ERLANGER, ZIEGLER, WILSON, CONKLIN u. a.); aber zur Aufstellung einer vollständigen Teilungsmechanik sind von dieser Seite nur wenige Beiträge geliefert.

Vor einigen Jahren hat jedoch TEICHMANN (1903) durch seine an lebenden Echinuseiern gemachten Untersuchungen das Verständnis einer auf Cytoplasmaströmungen begründeten Zellteilungsmechanik sehr gefördert, und ich werde im folgenden einige Hauptpunkte seiner Darstellung anführen, da sie für meine Auseinandersetzungen der Verhältnisse bei *Enteroxenos* von Bedeutung sind.

„Die Zentren sind“ nach TEICHMANN (p. 300 ff.) „der Ausdruck einer zentripetalen Bewegung des homogenen Plasmas“, und eine Folge davon ist, daß an diesen Stellen „die Verdichtung der plasmatischen Substanz ihre Mittelpunkte hat; dort ist sie am stärksten und nimmt gegen die Peripherie mit fortschreitender Entfernung allmählich ab“.

„Den Stellen größter plasmatischer Dichtigkeit“ stehen dann andere gegenüber, die plasmaarm geworden sind, nämlich einerseits die Peripherie der Zelle und andererseits die zwischen den Zentren liegende Region, in der sich deren Wirkungen begegnen.

Solange der beschriebene Zustand in der Zelle verwirklicht ist, kann eine Furche entstehen. Damit sie aber sichtbar werde, ist es nötig, daß die zentripetale Plasmabewegung eine gewisse Intensität erreiche. Sie muß zum mindesten so stark werden, daß sie zwischen den beiden Mittelpunkten an einer Stelle die Zelloberfläche erreicht. Geschieht das, so ist damit ein Punkt geschaffen, an dem die furchende Kraft angreifen kann.“

Die bei der Furchung wirkende Kraft ist, nach TEICHMANN, in dem Kohäsionsdruck zu suchen, dessen Wirkung es ist, „daß eine Flüssigkeitsmasse die Gestalt annimmt, bei der ihre Oberfläche möglichst klein wird“.

Die Wirkungsweise dieser Kraft sucht er in folgender Weise zu veranschaulichen (p. 303): „Die Eizelle, die kurz vor ihrer Teilung steht, ist zwar kugelig; sie besitzt aber, wie wir wissen, zwei Zentren, die in gleichem und entgegengesetztem Sinne auf den Zellinhalt wirken. Jedes dieser Zentren steht zu einem bestimmten Teil der Zellsubstanz in Beziehung, wir dürfen auch sagen, es beherrscht ihn. So ist die kugelige Eizelle, solange die Wirkung der Zentren andauert, im Grunde schon in zwei halbkugelige Gebilde geteilt, von denen jedes seinen dynamischen

Mittelpunkt besitzt. Gegen diesen hin wirkt nun der Kohäsionsdruck. Die Folge davon zeigt sich zuerst darin, daß die Eizelle sich in der Richtung der Verbindungslinie der Zentren streckt, indem da, wo die plasmaarme, lockere Grenzschicht der Wirkungsbereiche der beiden Zentren durch die Zelle zieht, die Oberfläche zusammengedrückt wird. Im weiteren senkt sich dann hier die Furche ein, bis die Schicht völlig durchtrennt ist.“

Die Strahlen bestehen, als Ausdruck einer zentripetalen Strömung (p. 310), „aus dem stärker lichtbrechenden Plasma und erhalten das Aussehen von Strahlen erst dadurch, daß sich die dunkleren Dotterkörnchen zu Reihen anordnen“.

(P. 312) „Gehen die Bewegungen rasch und energisch vor sich, so werden sie auf die Dotterkörnchen einen richtenden Einfluß ausüben, dann erscheinen die peripheren Teile der Plasmaansammlung als Strahlen; erfolgt die Bewegung dagegen langsam und träge, so bleibt der richtende Einfluß aus, und es kommt nicht zur Ausbildung von Strahlen.“

TEICHMANN'S Resultate sind hauptsächlich durch Beobachtungen an abnorm sich furchenden Eiern gewonnen und stellen die notwendigen Bedingungen für eine Einschnürung der Zelle fest; aber es werden dabei nicht die zum Teil viel komplizierteren Vorgänge mit in Betracht gezogen, die nicht nur eine Teilung des Zellkörpers, sondern auch eine gesetzmäßige Verteilung der Chromatinsubstanz auf beide Tochterzellen bewirken. Die Natur und die Bedeutung der Polstrahlen sind, mit anderen Worten, von TEICHMANN in einer Weise geschildert, die auch ohne Einschränkung bei einer normalen Zellteilung Anwendung finden könnte, dagegen sind die, besonders für die Kernteilung, sehr wesentlichen Aufgaben der Zentralspindel und der Zugfasern nicht von ihm berücksichtigt worden.

Auf diesen Punkten glaube ich, nach meinen Beobachtungen an *Enteroxenos*, das von TEICHMANN entworfene Bild der Zellteilungsmechanik ausfüllen zu können.

Das erste Zeichen einer beginnenden Aktivität der Centrosomen ließ sich am Ende der Wachstumsperiode der Oocyten darin erkennen, daß um die beiden, noch dicht zusammenliegenden Centrosomen eine rasch wachsende helle Zone und auch eine auf die Oberfläche dieser Zone gerichtete radiäre Anordnung des angrenzenden körnigen Cytoplasma zum Vorschein kam.

Mit der Entfernung der Centrosomen voneinander nahm auch

das helle Feld an Größe zu, und es trat auch innerhalb desselben eine, zuerst diffuse, Strahlung hervor. Diese Strahlung war, von ihrem ersten Auftreten an, auf die beiden Centrosomen gerichtet, und es ließ sich hier eine zwischen beiden Centrosomen verlaufende Zentralspindel von der jederseits radiär auf das Centrosoma gerichteten Polstrahlung unterscheiden.

Obwohl diese beiden Strahlengruppen zur selben Zeit hervortreten und ein ganz ähnliches Aussehen haben, so zeigt doch die weitere Entwicklung der Teilungsfigur, daß sie in der Mechanik der Teilung verschiedene Rollen spielen. Ich werde sie daher auch im folgenden getrennt besprechen.

Polstrahlung. Wie schon erwähnt, stimmen die bei *Enteroxenos* gefundenen Bilder der Polstrahlung sehr wohl mit TEICHMANN'S Resultaten überein, und ich brauche daher nur, im Hinweis auf meine in einem früheren Abschnitt gegebene Beschreibung und auf die Abbildungen Taf. XVIII—XXI, seine Schlüsse auf die Verhältnisse bei *Enteroxenos* zu überführen.

Ueber die Art der Kräfte, die in erster Instanz bei der Strahlung wirksam sind, darf ich wohl nichts aussprechen, aber ich glaube noch auf dem Boden der Beobachtungen zu stehen, wenn ich sage, daß die erste Aeüßerung dieser Kräfte in einer Verdichtung des *Hyaloplasma*¹⁾ um die Centrosomen herum zu ersehen ist. Durch den gesteigerten Druck an dieser Stelle werden dann die Mikrosomen, die früher gleichmäßig im Hyaloplasma verteilt waren, bis zu einem gewissen — zunächst noch sehr kurzen — Abstand von den Centrosomen entfernt, um hier in einem geschlossenen Kreis aufgestaut zu werden; es bildet sich in dieser Weise eine kleine helle Zone um die Centrosomen herum.

Durch diese Verdichtung des Hyaloplasma ist aber das Gleichgewicht des Cytoplasma gestört werden, und es folgt jetzt ein Nachströmen von Hyaloplasma aus der nächsten Umgebung der hellen Zone, das sich in immer weiteren Kreisen bemerkbar macht. Diese zentripetale Strömung geschieht in radiären Bahnen, und die Mikrosomen werden dabei passiv zwischen den Radien eingeordnet, sowie auch durch die im Zentrum steigende Hyaloplasamenge immer weiter von den Centrosomen entfernt. Es zeigen sich, mit anderen Worten, außerhalb der heranwachsenden hellen Zone radiäre Strahlen, die rasch an Länge zunehmen

1) Mit diesem Namen bezeichne ich im folgenden die hyaline Grundsubstanz des Cytoplasma, ohne daß ich damit etwas über die Natur dieser Substanz ausgesprochen haben möchte.

(Fig. 50, 52 u. 100). Die Strahlen sind zuerst auf die Oberfläche der ganzen hellen Zone gerichtet. Bei der Entfernung der Centrosomen voneinander wird aber diese Zone zuerst zwischen beide Centrosomen eingeschnürt, um zuletzt völlig geteilt zu werden. Von jetzt an sieht man auch die Polstrahlen in zwei getrennten Gruppen auf jedes der beiden Centrosomen gerichtet (Fig. 53, 54 u. 102).

Das Hyaloplasma wird nicht nur um die Centrosomen herum angesammelt, es wird auch zum Teil von denselben aufgenommen, wodurch sie, wie wir gesehen haben, stark aufquellen.

Die Mächtigkeit der Polstrahlung wird durch die Auflösung der Kernmembran sehr gefördert; teils scheint der Kernsaft (Fig. 59) durch die ersten Löcher in der Kernmembran direkt auf die Centrosomen hinzuströmen, wobei auch auf das Liningerüst des Kerns ein richtender Einfluß ausgeübt wird, teils wird auch die größte Menge des Kernsafftes in dem Cytoplasma frei, um durch die Polstrahlungen auf die beiden Zentren verteilt zu werden.

Wenn die Aktivität der Centrosomen, wahrscheinlich in der späten Prophase, ihren Höhepunkt erreicht hat, ist nicht nur das Hyaloplasma in einem weiten Umkreis in radiäre Bahnen eingelenkt, sondern auch die Mikrosomen, die Chromatinbrocken verschiedener Größe, die die Körnchenhülle der ersten Reifungsteilung bilden, und die Dotterkugeln sind jetzt in bestimmter Weise, und zwar in annähernd konzentrischen Kreisen, um die Centrosomen herum angeordnet worden. Aus der nächsten Nähe der Centrosomen, aus der hellen Zone, wo die Dichtigkeit des Hyaloplasma am größten ist, sind alle sichtbaren Mikrosomen beseitigt, indem sie in einem gewissen Abstand aufgestaut worden sind. Mit der peripheriewärts abnehmenden Dichtigkeit des Hyaloplasma werden dann immer größere Körnchen zwischen den Radien angetroffen; und wo die Körnchen, ihrer Größe nach, in bestimmt begrenzte Gruppen sich einordnen lassen, was bei *Enteroxenos* nicht der Fall ist, wird man auch scharf voneinander getrennte konzentrische Kreise antreffen. Bei *Enteroxenus* ist nur die helle Zone der Polstrahlung nach außen scharf begrenzt, sonst sieht man eine allmähliche Steigerung in der Körnchengröße vom Zentrum nach der Peripherie der Strahlung hin. Nur in der Körnchenhülle (Fig. 61) läßt sich zuweilen die Anordnung der Körnchen in konzentrische Kreise recht deutlich erkennen.

Die Mikrosomen des Cytoplasma, die mit der zentripetalen Strömung des Hyaloplasma direkt nichts zu tun haben, tragen doch in hohem Grade dazu bei, daß die Strahlen deutlich hervor-

treten. So werden z. B. die Radien immer zuerst außerhalb der hellen Zone nachweisbar, und zwar fallen auch hier nicht die Radien selbst, sondern die zwischen ihnen eingeordneten Körnchenreihen zuerst in die Augen. Ich habe die helle Zone eine „körnchenfreie“ genannt, dies ist aber gewiß nur insofern richtig, als sich in dieser Zone keine getrennten Körnchen unterscheiden lassen. Sicherlich finden sich auch hier ganz kleine Mikrosomen, die während der steigenden Spannung zwischen den Radien eingeordnet werden. Die Einstellung dieser winzigen Körnchen geht aber erst allmählich vor sich, und in der Tat sieht man auch die Strahlung innerhalb der hellen Zone ganz langsam hervortreten. — Wenn die Spannung der Teilungsfigur auf ihrer Höhe steht, ist es oft recht schwierig, die Strahlen direkt bis zur Oberfläche des Centrosoma hinein zu verfolgen, während sie sowohl früher als später deutlicher hervortreten. Bei der höchsten Spannung werden eben auch diese kleinsten Mikrosomen aus der Nähe der Centrosomen entfernt, und die einzelnen Radien lassen sich daher nur schwer voneinander unterscheiden.

Die Polstrahlen sind, nach dem Obigen, keine dauernden Bestandteile des Cytoplasma, sondern bezeichnen nur einen vorübergehenden Zustand der Zelle. Sie würden nach dem Ablauf des Teilungsprozesses wieder völlig schwinden, wenn sie nicht auf die umliegenden Körnchen eine Wirkung geübt hätten, die länger bestehen bleibt als die Strömung selbst.

Dies läßt sich aus dem eigentümlichen Verhalten der peripheren Enden der Polstrahlen ersehen. Solange der Zufluß von Hyaloplasma von außen her fort dauert, verlaufen die Strahlen getrennt bis zu ihren äußersten Enden. Ueberall werden Mikrosomen zwischen den Radien und dicht um sie herum eingeordnet. Die Mikrosomen bilden sozusagen feine Röhrchen, durch welche die zentripetale Strömung des Hyaloplasma stattfindet. In der späten Prophase hört der Zufluß von außen auf, und nur das schon in den Radien befindliche Hyaloplasma setzt noch die zentripetale Strömung fort. Dabei werden allmählich die äußeren Enden der Mikrosomenröhrchen entleert; sie verlieren ihre Steifheit und verkleben sich (vielleicht erst durch die Fixation) miteinander. Eine solche Verklebung läßt sich schon in der Metaphase spüren, und während der späteren Teilungsphasen dringt sie immer weiter gegen das Zentrum vor (Fig. 61—66).

Zu dieser Zeit ist auch im zentralen Teil der Polstrahlung jede Spannung verschwunden. Die Aktivität des Centrosoma ist

zu Ende, und das stark verdichtete Hyaloplasma seiner nächsten Umgebung wird wieder auf einen größeren Raum verteilt; es findet eine diffuse zentrifugale Bewegung des Hyaloplasma und eine entsprechende zentripetale der Mikrosomen statt, bis die helle Zone beinahe oder ganz verschwunden und das Gleichgewicht des Cytoplasma wiederhergestellt ist (Fig. 63—66).

Mit der Annahme einer zentripetalen Strömung in der Polstrahlung stimmt auch das verschiedene Verhalten beider Centrosomen der Reifungsteilungen wohl überein. Während der ersten Prophase entwickelten sich beide Centrosomen noch ganz parallel, aber nach der radiären Einstellung der Teilungsfigur in der Zelle ist dies nicht mehr der Fall.

Dem inneren Centrosoma wird von einem großen kugelförmigen Bezirk der Zelle Hyaloplasma zugeführt, das äußere liegt aber der Zelloberfläche dicht an, und muß daher die eine Hälfte seines Zuströmungsgebietes entbehren. Die Wirkung tritt auch in einer Austrocknung zuerst der äußeren und später auch der inneren Wand dieses Centrosoma deutlich zu Tage (Fig. 60—65, 104—107 a).

Die verfrühte Rückbildung des äußeren Centrosoma wirkt aber auch auf die Polstrahlung dieser Seite zurück; eine helle Zone tritt hier nicht so scharf und regelmäßig hervor wie in der inneren Strahlung (Fig. 105 a), die Körnchen der Körnchenhülle treten erheblich näher an das Centrosoma heran (Fig. 61), und die peripheren Enden der Strahlen verlieren früher ihre Steifheit als die entsprechenden Strahlen des inneren Poles (Fig. 62—63).

Auch in Betreff der Einschnürung der Zellmembran wird die Theorie von TEICHMANN durch die Verhältnisse bei *Enteroxenos* sowohl in positiver als auch in negativer Weise bestätigt. In dem oben angeführten Zitat seiner Abhandlung haben wir den Satz gefunden:

„Damit (die Furche) sichtbar werde, ist es nötig, daß die zentripetale Plasmabewegung eine gewisse Intensität erreiche. Sie muß zum mindesten so stark werden, daß sie zwischen den beiden Mittelpunkten an einer Stelle die Zelloberfläche erreicht. Geschieht das, so ist damit ein Punkt geschaffen, an dem die furchende Kraft angreifen kann.“

In der ersten Reifungsteilung haben wir gesehen, wie die Strahlen des inneren Poles in den Bereich des abgeschwächten äußeren Poles übergreifen, und wie die erste Einschnürung der Zellmembran an der Stelle einsetzt, wo dieselbe von den Polstrahlen berührt worden war (Fig. 63, 65).

In der zweiten Teilung wird derselbe Satz in negativer Weise durch den in Fig. 82 abgebildeten Fall bestätigt, wo keine Polstrahlen die Zellmembran berühren, wo aber auch keine Einschnürung der Membran geschehen ist, trotzdem der normale Zeitpunkt für eine solche, nach dem Zustand der Teilungsfigur zu urteilen, schon passiert ist. Nur bei schräg gestellter Spindel reichen die Polstrahlen zur Oberfläche empor und dann tritt auch die Einschnürung der Zellmembran zu normaler Zeit ein.

Bei der zweiten Reifungsteilung wiederholen sich in Bezug auf die Polstrahlung dieselben Prozesse, die eben an der ersten Teilung beschrieben worden sind, nur scheinen die strömungserregenden Kräfte diesmal nicht so stark zu sein. Die Polstrahlung greift nicht so weit um sich und die Aufquellung und Differenzierung der Centrosomen erreicht nicht eine solche Höhe wie bei der ersten Teilung.

Ein interessanter Unterschied zwischen den Strahlungserscheinungen beider Teilungen verdient jedoch erwähnt zu werden.

Wie bei der ersten Teilung ist auch hier die zuerst auftretende Strahlung nicht auf die Centrosomen selbst gerichtet, sondern auf die helle Zone, von der sie umgeben sind. Während aber bei der ersten Teilung eine Umordnung der Strahlen relativ bald geschieht, so findet man bei der zweiten Teilung noch am Ende der Prophase zwei miteinander konkurrierende Strahlensysteme (Fig. 71—76).

Dieser Unterschied mag in zwei verschiedenen Verhältnissen seinen Grund finden, erstens darin, daß die Centrosomenwirkung bei dieser Teilung nicht so stark ist wie bei der ersten, zweitens aber auch darin, daß die primäre, monozentrische Strahlung diesmal erheblich stärker entwickelt ist. — Die helle Zone der zweiten Teilung fällt nämlich mit dem Centrosoma der ersten in ihrer ursprünglichen Begrenzung zusammen, und nachdem die erste Verdichtung des Hyaloplasmas um die jungen Centrosomen herum geschehen ist, kann hier das Nachströmen von außen her in den präformierten Bahnen der früheren Polstrahlung geschehen. Dadurch wird die zentripetale Strömung rascher geschehen können, und in demselben Grad wird auch die Schwierigkeit bei einer Umordnung der Mikrosomenreihen zu einem dizentrischen Strahlensystem gesteigert.

Zentralspindel und Zugfasern. Die erste Entstehung einer Zentralspindel am Anfang der ersten Reifungsteilung haben wir schon betrachtet. Sie kam zwischen den Centrosomen auf einem Stadium, wo diese beiden noch von einer ge-

meinsamen hellen Zone umgeben waren (Fig. 53, 101), zum Vorschein. Vor der zweiten Reifungsteilung sieht man die Zentralspindel in einer ganz ähnlichen Weise hervortreten (Fig. 71—73, 111—113).

Einen Unterschied würde man vielleicht darin ersehen, daß die Zentralspindel der zweiten Teilung auf dem Boden des früheren Centrosoma entsteht¹⁾, während bei der ersten Teilung ein solcher Ursprung der Zentralspindel ausgeschlossen ist. Ich glaube jedoch, daß dieser Unterschied im Ursprung der Spindeln ganz unwesentlich ist.

Von dem Augenblick an, wo die Strahlung der ersten Reifungsteilung rückgebildet worden ist, ist auch das Centrosoma dieser Teilung nur als ein zwar noch morphologisch begrenzter Teil der Sphäre anzusehen, doch ohne irgend einen spezifischen Charakter. Die aktive Centrosomensubstanz ist in den beiden Centriolen konzentriert, und zwischen ihnen erscheint auf einem gewissen Stadium ihrer Tätigkeit eine Zentralspindel. Die Zentralspindelfasern werden, wie auch die Polstrahlen, von dem eben vorhandenen Material gebildet, gleichgültig, ob dasselbe früher dem Centrosoma angehört hat oder nicht.

Welche Rolle spielt die Zentralspindel in der Teilungsmechanik? Wenn man in der Literatur eine Antwort auf diese Frage sucht, dann wird man zunächst den Eindruck bekommen, daß eine Zentralspindel kein konstant auftretender Bestandteil der Teilungsfigur sei, und daß ihr dementsprechend auch keine wichtige Rolle bei der Teilung zugeschrieben werden könne. Während aber bei vielen Objekten die Existenz einer Zentralspindel ganz oder teilweise verneint worden ist, so zeigt sie doch bei anderen Objekten eine solche Mächtigkeit (Amphibien, HERMANN 1891, DRÜNER 1895, MEVES 1897), daß man nicht umhin kann, der Zentralspindel einen sehr wesentlichen Anteil bei der Zellteilung dieser Tiere beizulegen. Dies ist auch von den erwähnten Autoren getan worden, und besonders DRÜNER hat in überzeugender Weise gezeigt, daß die Entfernung der Centrosomen voneinander in

1) Eine Entstehung der Zentralspindel auf Grundlage des Centrosoma ist auch bei anderen Objekten nachgewiesen worden, und besonders häufig vor der zweiten Reifungsteilung. Um die verschiedene Genese der Zentralspindeln zu charakterisieren, hat BOVERI (1901) für solche Zentralspindeln, die mit dem Centrosoma genetisch zusammengehören, einen eigenen Namen, *Netrum*, vorgeschlagen.

erster Reihe auf den Zuwachs der Zentralspindelfasern zurückzuführen ist.

Dies stimmt sehr wohl mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* überein; aber ich glaube hier zeigen zu können, daß die Fasern der Zentralspindel kein wesentlicher Bestandteil derselben sind, und daß daher das wechselnde Verhalten dieser Fasern für die Rolle der Zentralspindel in der Teilungsmechanik von keinem Belang ist.

Daß die Verlängerung der Zentralspindel auf aktivem Wachstum beruht, und nicht etwa auf einer Streckung der Fasern durch die Centrosomen, geht mit großer Deutlichkeit aus einer Betrachtung des in der ersten Polocyte vor sich gehenden Teilungsversuches hervor (Fig. 81, 85).

Die Centrosomen liegen in der Polocyte schon von Anfang an oberflächlich, und es dauert nicht lange, bis sie so weit voneinander entfernt sind, wie es in dieser kleinen Zelle überhaupt möglich ist. Wenn das Längenwachstum der Zentralspindel auf einer Streckung durch eine gegenseitige Abstoßung der Centrosomen beruhen sollte, so müßte es mit dieser Lage der Centrosomen völlig aufhören. Dies ist aber nicht der Fall; wie oben beschrieben wurde, nehmen die Zentralspindelfasern noch sehr erheblich an Länge zu, wobei sich die einzelnen Fasern oder die Zentralspindeln als Ganzes, in Schlingen und Buchten aufrollen, bis sie die ganze Polocyte ausfüllen. Es scheint dabei ganz ohne Bedeutung sein, welche Stellung von den beiden Centrosomen eingenommen wird.

Die Verlängerung der Zentralspindel läßt sich also bei *Enteroxenos* wie bei den Amphibien nur durch aktives Wachstum, durch Anlagerung neuer Bestandteile, erklären, und es erhebt sich daher die Frage, wo diese neuen Bestandteile herkommen?

In Uebereinstimmung mit meiner Auffassung der Polstrahlungen als Ausdruck einer Bewegung des Hyaloplasma muß ich mir auch die Zentralspindel in ähnlicher Weise erklären. Aber die Bewegungsrichtung ist, glaube ich, in beiden Strahlengruppen eine verschiedene; in den Polstrahlungen ist die Strömung während der früheren Teilungsphasen gegen die Centrosomen gerichtet, in der Zentralspindel dagegen bewegt sich das Hyaloplasma von beiden Centrosomen in die Spindel hinein.

Diese Auffassung schließt sich — wie gezeigt werden soll — meinen an *Enteroxenos* gemachten Beobachtungen sehr eng an, und auch in der Literatur über die Zentralspindel habe ich nichts

gefunden, was mit einer solchen Anschauung in Streit stehen könnte.

Eine Zentralspindel tritt, wie wir gesehen haben, bei beiden Reifungsteilungen in derselben Weise auf, nämlich innerhalb der hellen Zone, zur selben Zeit und in derselben Weise wie der innere Teil der Polstrahlungen, der auch auf dem Boden dieser Zone gebildet wurde. Auf allen späteren Stadien beider Teilungen zeigt sich nun auch zwischen der Zentralspindel und den hellen Zonen der Polstrahlungen eine große Uebereinstimmung; sie gehen immer kontinuierlich ineinander über, und sie wirken den dunklen Umgebungen gegenüber als ein zusammenhängendes Ganzes (Fig. 61, 75).

Wenn daher die hellen Zonen der Polstrahlungen durch einen Zufluß und eine daraus folgende Verdichtung von Hyaloplasma entstanden sind, so ist auch für die mit ihnen so intim verbundene Zentralspindel eine ähnliche Bildungsweise anzunehmen. Und alles deutet in der Tat darauf hin, daß die Spannung innerhalb der Zentralspindel während der früheren Teilungsphasen immer mehr steigt, was nicht der Fall sein würde, wenn die Strömungsrichtung hier dieselbe wäre wie in der Polstrahlung.

Wie oben für die Polstrahlung erörtert, glaube ich, daß die Strömungsbahnen des Hyaloplasma erst dadurch deutlich nachweisbar werden, daß die im Cytoplasma befindlichen Mikrosomen in bestimmter Weise zwischen ihnen eingeordnet werden.

Dies gilt natürlich auch für die Zentralspindel; da sie aber innerhalb der hellen Zone liegt, die eben dadurch charakterisiert wird, daß keine deutlich erkennbaren Mikrosomen hier vorhanden sind, ist es auch leicht erklärlich, daß die „Fasern“ der Zentralspindel erst auf einem Stadium zu Tage treten, wo die Entfernung der Centrosomen, und damit auch die Zunahme von Hyaloplasma zwischen beiden, schon merkbar vorgeschritten ist.

Das Auftreten der Fasern zwischen beiden Centrosomen ist als ein Zeichen zu betrachten, daß die Hyaloplasmaströmung jetzt so lange und mit solcher Schnelligkeit in bestimmten Bahnen vor sich gegangen ist, daß sie eine Einordnung der Mikrosomen zwischen den Strömungsbahnen bewirkt hat. Und diese Mikrosomenreihen, deren einzelne Körnchen nicht sichtbar sind, bilden dann die Fasern der Zentralspindel.

Es ist hier von Interesse, einen Vergleich zwischen beiden Reifungsteilungen anzustellen.

Wie aus Fig. 101 und Fig. 112 u. 113 hervorgeht, werden

die Zentralspindelfasern der ersten Reifungsteilung (Fig. 101) auf einem verhältnismäßig früheren Stadium sichtbar, als diejenigen der zweiten (Fig. 112—113). Dies steht mit dem früher besprochenen Verhalten des auf die Oberfläche der hellen Zone gerichteten Strahlensystems in bester Uebereinstimmung. Bei der ersten Reifungsteilung geht diese monozentrische Strahlung relativ bald in eine dizentrische über, und der Zufluß von Hyaloplasma zu der Zentralspindel wird daher auch bald in bestimmte Bahnen eingelenkt und wird nur von den beiden Zentren aus geschehen können. Bei der zweiten Teilung dagegen bleibt, wie wir sahen, die monozentrische Strahlung noch lange bestehen; Hyaloplasma wird der Zentralspindel nicht nur von seiten der beiden Zentren, sondern auch noch durch die auf ihre ganze Oberfläche gerichtete monozentrische Strahlung zugeführt.

Erst allmählich gewinnt die dizentrische Strahlung Ueberhand, und die Fasern der Zentralspindel sind wieder in ihrem Auftreten von dem Vorschreiten dieses Prozesses abhängig. Charakteristisch ist es auch, daß in Fig. 112 die inneren Enden der Polstrahlen, die in ihrer Richtung mit dem monozentrischen Strahlungssystem teilweise zusammenfallen, schon sichtbar sind, während sich noch keine Zentralspindelfasern nachweisen lassen.

Das Verhalten der dizentrischen Polstrahlung zu der Zentralspindel läßt sich nach dem Obigen folgendermaßen charakterisieren:

Als Folge der in den jungen Centrosomen wirkenden Kräfte (physischer oder chemischer Natur) verdichtet sich das Hyaloplasma in der nächsten Umgebung der Centrosomen, sowohl um jedes derselben herum als auch in dem Zwischenraum zwischen beiden. Diese Verdichtung bewirkt einen Zufluß von außen her, und da dieser radiär auf die beiden Centrosomen gerichtet ist, so muß eine Ablagerung des aus immer größeren Kreisen heranströmenden Hyaloplasmas in dem einzigen Bereich, wo keine Polstrahlen entstehen können, nämlich innerhalb der hellen Zone zwischen beiden Centrosomen, mit anderen Worten also in der Zentralspindel, stattfinden. Dadurch wird die Zentralspindel an Länge zunehmen und die Centrosomen werden voneinander entfernt, und solange diese Entfernung auf keinen zu großen Widerstand stößt, wird auch der Druck innerhalb der Zentralspindel nicht über eine gewisse Grenze hinaus gesteigert werden.

Von den kugeligen Bereichen der Polstrahlungen wird also auf allen Stadien der Teilung jederseits ein Sektor auszunehmen sein, nämlich derjenige, der sich gegen das Schwestercentrosoma

wendet. Dieser Sektor gehört nicht der Polstrahlung, sondern der Zentralspindel an, und die Bewegung des Hyaloplasma geschieht hier in entgegengesetzter Richtung, nämlich von beiden Polen gegen den Aequator der Teilungsfigur hin.

Daß ein Unterschied zwischen diesen Bereichen existiert, geht mit größter Klarheit aus den Bildern aller Teilungsphasen hervor. In der Polstrahlung ist ja nämlich die innere helle Zone von dem äußeren dunklen Teil der Strahlung scharf getrennt, während in dem der Zentralspindel angehörigen Sektor eine solche Trennung vollständig fehlt¹⁾.

Ich habe schon im beschreibenden Teil erwähnt, daß in dem Verhalten der Spindel ein auffallender Unterschied existiert zwischen den Prophasen beider Reifungsteilungen. In der ersten Teilung war die Spindel der Prophase lang und schmal, während sie in der Metaphase mit der steigenden Spannung auch kürzer und breiter geworden war. In der zweiten Teilung dagegen schien die Spannung der Zentralspindel schon vom ersten Augenblick an sehr stark zu sein, und die Länge der Spindel nimmt während der ganzen Teilung ganz allmählich zu.

Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens ist doch nicht so sehr in der Zentralspindel selbst als in dem zweiten Bestandteil der Spindel, in den Zugfasern, zu suchen. Diese haben nämlich in beiden Teilungen einen recht verschiedenen Ursprung, der sich auch in ihrem Verhalten zur Zentralspindel bemerkbar macht.

Ihrer Entstehungsweise sowie ihrem ganzen Verhalten nach sind die Zugfasern von anderer Natur als Polstrahlung und Zentralspindel. Bei den letzteren sind die von Mikrosomen aufgebauten Fasern nur als Nebenprodukte bei der Hyaloplasmaabewegung zu betrachten; die Zugfasern dagegen zeigen nichts, was auf eine Hyaloplasmaströmung hindeuten könnte. Hier sind die „Fasern“ selbst, die zwischen den Chromosomen auf der einen Seite und den beiden Centrosomen auf der anderen ausgespannt sind, die Hauptsache.

Vor der ersten Reifungsteilung liegen die Chromosomen innerhalb des großen Wachstumskerns, sind also weit von den außerhalb liegenden Centrosomen entfernt. Wie oben gezeigt, werden

1) In schief getroffenen Schnitten (Fig. 104a und 115a), wo die Zentralspindel selbst nicht sichtbar ist, sieht man die dunkle Zone der schirmförmig sich ausbreitenden Polstrahlung auch an der inneren Seite des Centrosoma.

die Zugfasern dieser Teilung auf Grundlage des schon im Kern vorhandenen Liningerüsts gebildet. Die Fasern desselben werden, unter dem Einfluß des zentripetal strömenden Kernsaftes, radiär auf die Centrosomen eingestellt und in Verbindung mit den außerhalb der Kernmembran schon gebildeten Mikrosomenreihen bilden sie zusammenhängende Brücken zwischen den Chromosomen, mit denen sie schon vorher in Verbindung standen, und den Centrosomen. Die so gebildeten Zugfasern haben von vornherein eine beträchtliche Länge und zeigen noch während der ganzen Prophase einen geschlängelten Verlauf (Fig. 59—60).

Es ist klar, daß diese langen Zugfasern der ersten Reifungsteilung gegen eine Verlängerung der Zentralspindel keinen großen Widerstand leisten; die Zentralspindel darf sich also hier während der Prophase frei verlängern, und in Uebereinstimmung damit wird auch ihre Spannung nicht über eine gewisse Grenze steigen (Fig. 60). Dies geht doch nur so lange, bis die Zugfasern gegen das Ende der Prophase völlig gestreckt worden sind, indem sie dann durch ihren Widerstand eine weitere Verlängerung der Zentralspindel verhindern. Der Zufluß von Hyaloplasma von beiden Spindelpolen hört aber noch nicht auf, und anstatt einer Verlängerung läßt sich jetzt eine rasche Steigerung in der Spannung der ganzen Teilungsfigur verfolgen. Die Oberflächengröße der Spindel wird von den jetzt stramm gespannten Zugfasern begrenzt, und bei der noch fortdauernden Volumvergrößerung muß die lang ausgezogene Form der Spindel in eine kugelige übergehen (Fig. 61). Gleichzeitig steigt auch die Helligkeit sowohl der Zentralspindel als auch der hellen Zonen der Polstrahlung.

Die starke Spannung der Zentralspindel in der Metaphase trägt sicherlich dazu bei, die Trennung der Tochterchromosomen voneinander zum Abschluß zu bringen, und damit ist wieder eine Möglichkeit vorhanden für eine weitere Steigerung des Volums der Zentralspindel.

Man sieht auch in der Tat in der frühen Anaphase die Zentralspindel auf dem Stadium ihrer größten Spannung (Fig. 62), während jetzt sowohl Polstrahlung als Centrosomen den Höhepunkt ihrer Entwicklung schon passiert haben.

Von großer Bedeutung für ein Verständnis der Natur der Zentralspindel ist das schon oben erwähnte Verhalten der Verbindungsfasern zwischen je zwei Tochterchromosomen, daß sie nämlich in der ersten Anaphase nicht gerade verlaufen, sondern wie gespannte Bogen auseinanderweichen (Fig. 62 und Fig. 130).

Es geht nämlich daraus hervor, daß die Spannung der Zentralspindel nicht in einer Verlängerung ihrer „Fasern“ begründet ist, eine solche würde sich ja unmöglich innerhalb der Verbindungsfasern zweier zusammengehöriger Tochterchromosomen bemerkbar machen können, sondern daß überall innerhalb der Spindel eine starke Flüssigkeitsspannung besteht, und zwar ganz unabhängig von der Anwesenheit deutlicher Fasern. Dieselben sind, wie früher erwähnt, gerade während der stärksten Spannung der Spindel sehr wenig hervortretend.

Das eben besprochene Stadium der frühen Anaphase bezeichnet aber einen Wendepunkt im Verhalten der Zentralspindel. Mit dem Aufhören der Centrosomentätigkeit beginnt auch, wie schon oben bei der Polstrahlung besprochen, eine Ausgleichung des stark verdichteten Hyaloplasmas. Die Spannung ist in der späteren Anaphase nicht mehr so stark und die Kugelform der Spindel geht allmählich in eine längliche über (Fig. 63), was wiederum eine Entfernung der Centrosomen zur Folge hat.

Die Fasern der Zentralspindel treten jetzt wieder deutlicher hervor, was darauf hindeutet, daß im Hyaloplasma wieder eine relativ rasche Bewegung in bestimmten Bahnen vor sich geht. Die Bewegung muß aber jetzt in entgegengesetzter Richtung geschehen, vom Aequator der Spindel — der Stelle des höchsten Druckes — gegen beide Pole hin, ganz wie wir auch in der Polstrahlung eine Umkehr der Strömungsrichtung während der Anaphase bemerken konnten.

Die Hyaloplasamenge der Zentralspindel wird dadurch sozusagen in zwei Hälften geteilt (Fig. 82), und im Aequator wie an den peripheren Enden der Polstrahlen werden bald „trockene“ Mikrosomenreihen vorliegen. An diesen Stellen der Zentralspindelfasern werden die Stäbchen des Zwischenkörperchens angelegt (Fig. 65, 66, 82), und in dieser Zone eines minimalen Druckes ist jetzt die Möglichkeit einer Durchschnürung der Zelle vorhanden. Wir haben aber schon oben gesehen, daß eine Zellteilung doch nicht stattfindet, wenn nicht gleichzeitig die Polstrahlen des einen oder beider Pole an die Zellmembran herangelangt sind, so daß hier der furchenden Kraft ein Angriffspunkt geboten wird.

Die Hyaloplasamenge beider Zentralspindelhälften findet bei einer normalen Teilung in den entstehenden Tochterkernen Verwendung. Zwischen beiden Reifungsteilungen werden aber keine Tochterkerne gebildet und das Hyaloplasma geht, wie auch die Chromosomen, direkt von der einen Teilungsfigur in die nächste über.

Die verschiedene Lage der Chromosomen in den Oocyten I. und II. Ordnung übt auch auf die Entstehung der Zugfasern ihren Einfluß. Vor der zweiten Reifungsteilung liegen die Chromosomen noch seit der vorigen Teilung in einer Platte angeordnet, oberhalb oder seitlich zu der jungen Zentralspindel (Fig. 70, 72, 73). Hier sind denn auch keine Lininfäden vorhanden, aus denen die Zugfasern gebildet werden können, und man sieht dieselben durch eine bestimmte Einstellung des zwischen Centrosomen und Chromosomen zufällig vorhandenen Materials entstehen (Fig. 72, 73).

Ueber die Natur der bei dieser Einstellung wirkenden Kräfte läßt sich nach meinen Beobachtungen nichts aussprechen. Nur scheint es als sicher hervorzugehen, daß die Zugfasern nicht als bloße Produkte der Polstrahlung anzusehen sind; schon von ihrem ersten Auftreten an sind sie auf der ganzen Strecke zwischen Centrosomen und Chromosomen sichtbar, und oft bedeutend länger als die Polstrahlen desselben Stadiums. Man sieht sie als zwei bestimmt begrenzte, schief kegelförmige Bündel auftreten, von denen jedes mit seiner Basis genau die Chromosomenplatte deckt, während sie mit ihren Spitzen an je ein Centrosoma heranreichen. — Ein solches Auftreten läßt sich, glaube ich, nur durch ein Zusammenwirken von Chromosomen und Centrosomen erklären, das in einer bestimmten Einstellung des zwischen ihnen liegenden Materials resultiert. Welcher Art dieses Zusammenwirken sei, läßt sich wohl kaum durch morphologische Untersuchungen ermitteln, ebensowenig wie die Ursache zu der Verbindung jedes Centrosoma mit nur einer Hälfte eines Chromosoma.

Aus der eben beschriebenen Entstehungsweise der Zugfasern der zweiten Reifungsteilung folgt, daß die Fasern schon von ihrem ersten Auftreten an völlig gespannt sind. Sie werden daher vom ersten Augenblick an gegen die Verlängerung der Zentralspindel einen beträchtlichen Widerstand leisten. Bei einer Entfernung der Centrosomen auseinander müssen ja nämlich entweder die Zugfasern eine Streckung erleiden, oder die Chromosomen müssen der Zentralspindel genähert werden. — In der Tat geschieht sicherlich beides und eben in diesem Widerstand findet der auffallende Unterschied im Verhalten der Zentralspindel in den Prophasen beider Reifungsteilungen seine Erklärung.

In der ersten Teilung haben wir eine lange Zentralspindel ohne nennenswerte Spannung vorgefunden, hier dagegen verlängert sich die Spindel nur langsam, während ihre abgerundete Form und große Helligkeit auf eine starke Spannung hindeuten.

Das Maximum der Spannung wird auch diesmal während der Metaphase oder der frühen Anaphase erreicht, und die Rückbildung der Zentralspindel geschieht in derselben Weise, wie bei der ersten Teilung beschrieben.

Die im obigen vertretene Auffassung von dem Verhalten zwischen Zentralspindel und Zugfasern wird durch eine Betrachtung des in der ersten Polocyte beschriebenen Teilungsversuches wesentlich gestützt.

Hier sind die Zugfasern nicht normal entwickelt; die Chromosomen werden ohne irgend eine Ordnung in der Polocyte vorgefunden, und obgleich sie der Länge nach gespalten werden, so findet doch keine regelmäßige Trennung der Spalthälften statt.

Darin liegt aber auch eine Erklärung des eigentümlichen Verhaltens der Zentralspindel bei diesen Teilungen. Der Teilungsversuch scheint in der Polocyte in normaler Weise eingeleitet zu werden (Fig. 74, 77, 78 *P.I.*); es bilden sich um die beiden Centrosomen herum die typischen hellen Zonen, die auf eine Verdichtung des Hyaloplasma an diesen Stellen hindeuten, und auch die Zentralspindel zeigt zuerst ein ganz normales Verhalten.

Wir müssen also auch hier eine Bewegungsrichtung des Hyaloplasma durch die Polstrahlung zu den beiden Zentren hin, und von diesen wieder in die Zentralspindel hinein voraussetzen, eine Verlagerung des Zellmaterials, die sich in einer Verlängerung der Zentralspindel zuerst bemerkbar macht.

Wie in der ersten Reifungsteilung verlängert sich die Zentralspindel so lange, bis dem Längenwachstum von außen her eine Grenze gesetzt wird; da aber in der Polocyte keine Zugfasern entwickelt werden, so wird sich die Zentralspindel ohne Widerstand — also auch ohne Spannung — verlängern können, so lange, bis zuletzt alles Material dieser kleinen Zelle zu einer mächtigen Zentralspindel angeordnet worden ist (Fig. 81 u. 85). Dann wird die Strömung von selbst aufhören, die faserige Anordnung der Mikrosomen wird aufgegeben, und mit dem wieder hergestellten Gleichgewicht des Cytoplasma nimmt auch die Polocyte wieder ihre ursprüngliche abgerundete Form an (Fig. 85 d).

Die große Bedeutung für die Teilungsmechanik, die ich im obigen der Zentralspindel beigelegt habe, scheint mit der Tatsache nur schlecht überein zu stimmen, daß bei vielen Objekten die Existenz einer Zentralspindel entweder nicht nachgewiesen oder sogar bestimmt verneint worden ist. Daß ich aber dieser Einwendung keinen großen Wert beilegen möchte, kommt davon, daß

auch bei *Enteroxenos*, wo auf einzelnen Stadien die Zentralspindel unzweifelhaft ein wesentlicher Bestandteil der Teilungsfigur ist, andere Stadien vorkommen, in denen sich keine Spur einer Zentralspindel nachweisen läßt.

So scheint z. B. auf gewissen Stadien der Prophase der ersten Reifungsteilung (Fig. 54, 59) keine Zentralspindel vorhanden zu sein, während sowohl früher als später in derselben Teilung die Existenz einer solchen ganz unbestreitbar ist. Wo ist nun die Zentralspindel während dieser Zeit zu suchen?

Es ist bei der Beantwortung dieser Frage von Bedeutung, daß die Zentralspindel gerade zu der Zeit unsichtbar wird, wenn die Centrosomen zu dem Kern in Beziehung getreten sind, um nach der vollendeten Auflösung der Kernmembran wieder zu Tage zu treten. Das zeitliche Zusammenfallen dieser Ereignisse könnte nämlich auch eine ursächliche Verbindung zwischen beiden voraussetzen lassen und gewisse Verhältnisse, die bei der zweiten Reifungsteilung zu Tage treten, deuten auch in der Tat darauf hin, daß hier die Erklärung des scheinbaren Verschwindens zu suchen ist.

In der Prophase der zweiten Teilung werden nämlich sehr oft gebogene Zentralspindeln vorgefunden (Fig. 71, 74—76 u. 111—113), und immer ist dann die konvexe Seite der Zentralspindel der Chromosomenplatte zugewendet. Diese Biegung der Zentralspindel mag wohl durch dieselben Kräfte bewirkt werden, die sich auch in der früher besprochenen Annäherung zwischen Kern und Centrosoma (Fig. 57—59) Ausdruck geben, und die vielleicht auch die Bildung der Zugfasern verursachen und es wird in der Annahme nichts Befremdliches sein, daß auch bei der ersten Teilung die Zentralspindel von denselben Kräften beeinflußt werden könnte.

Die auf den ersten Stadien (Fig. 53 u. 101) deutlich erkennbare Zentralspindel der ersten Reifungsteilung geht, glaube ich, während der weiteren Entwicklung (Fig. 54) nicht zu Grunde; sie wird aber in der Weise gebogen, daß sie von der früher oberflächlichen Lage in die Tiefe sinkt, bis sie zuletzt der Kernmembran dicht anliegt und so der Beobachtung entzogen worden ist. Die Biegung der Zentralspindel macht in der Mechanik der Teilung keinen Unterschied; die Entfernung der Centrosomen wird nach wie vor durch eine Verlängerung der Zentralspindel bewirkt, nur daß diese nicht frei im Cytoplasma liegt, sondern daß das Hyaloplasma in dünner Lage der Kernmembran ange-

lagert wird. Die Centrosomen bewegen sich daher auch nicht in gerader Linie auseinander, sondern der kugeligen Kernoberfläche entlang, normalerweise so weit, bis sie einander diametral gegenübergestellt sind. Wenn sie aber hier stehen bleiben, anstatt sich auf der anderen Hälfte der Kernoberfläche wieder zu nähern, so geschieht dies — wie aus dem Verhalten der Zentralspindel in der ersten Polocyte zu schließen ist — nicht, weil das Längenwachstum der Zentralspindel vollendet ist, sondern weil indessen die Kernmembran aufgelöst und die Zugfasern gebildet worden sind. Bei der Auflösung der Kernmembran mag auch das ihr dicht anliegende Hyaloplasma der Zentralspindel eine Rolle spielen, jedenfalls werden von den verschiedensten Objekten Abbildungen gefunden, wo die Kernmembran auf der gegen die Centrosomen wendenden Seite aufgelöst ist, während sie auf der anderen noch ganz unberührt erscheint (Fig. 59).

Auch bei den männlichen Keimzellen scheint beim ersten Anblick die Zentralspindel in ihrem Auftreten großen Schwankungen zu unterliegen. In einer und derselben Serie zeigen sich in den Anfangs- und Endstadien jeder Teilung deutliche Zentralspindeln (Fig. 157, 165, 166, 170—172); in den mittleren Phasen dagegen sind nur die Zugfasern und — nach der Trennung der Tochterplatten — die Verbindungsfasern nachweisbar. Die äußere Form der Teilungsfigur, sowie auch ihr ganzes Verhalten, stimmen doch sehr wohl mit dem oben entworfenen Bild des Teilungsvorganges überein und auch hier ist, glaube ich, der Schluß berechtigt, daß eine Zentralspindel in den mittleren Teilungsphasen vorhanden ist, wenn sie auch nicht nachgewiesen werden kann.

Was wir in unseren Präparaten wahrnehmen können, die „Fasern“ der Strahlung, sind ja, sowohl bei der Polstrahlung als in der Zentralspindel, nur als Nebenprodukte der Hyaloplasma-bewegung zu betrachten; und wenn auch in gewissen Fällen keine Fasern nachweisbar sind, so folgt daraus nicht, daß auch keine Bewegung innerhalb des Cytoplasma stattfindet. Vielmehr ist hierin eine Bestätigung des schon oben zitierten Satzes von TEICHMANN (1903) zu sehen: „Gehen die Bewegungen rasch und energisch vor sich, so werden sie auf die Dotterkörnchen einen richtenden Einfluß ausüben; erfolgt die Bewegung dagegen langsam und träge, so bleibt der richtende Einfluß aus, und es kommt nicht zur Ausbildung von Strahlen.“

Alles deutet nun darauf hin, daß in den kleinen männlichen Keimzellen bei *Enteroxenos* die Hyaloplasma-bewegung bei der

Mitose „langsam und träge“ vor sich geht. Eine „helle Zone“ ist auf keinem Stadium um die Centrosomen sichtbar, wie auch eine Polstrahlung überhaupt nur selten nachweisbar ist; die Teilungsfigur zeichnet sich durch keine besondere Helligkeit aus.

Daß eben in den mittleren Teilungsphasen keine Zentralspindelfasern nachweisbar sind, während sie in den Anfangs- und Endstadien deutlich hervortreten, haben wir nach den obigen Erörterungen nur zu erwarten. Bei der ersten Entfernung der Centrosomen auseinander, muß eine relativ rasche Hyaloplasmabewegung stattfinden, und hier findet man daher die Mikrosomen in deutlichen Reihen eingeordnet. In den mittleren Phasen dagegen wird sowohl durch den von den Zugfasern geübten Widerstand, als auch durch das Aufhören der Centrosomentätigkeit, eine Verlangsamung der Bewegung bis zum völligen Stillstand bewirkt, und die faserige Anordnung der Mikrosomen wird wieder aufgegeben. Hier muß aber, wie in den Oocyten, eine Rückströmung erfolgen, die zu einer Ausgleichung des innerhalb der Zentralspindel verdichteten Hyaloplasma führt. Während dieses Rückströmens wird dann wieder die Bewegung rasch genug geschehen, um eine abermalige Faserbildung zu bewirken.

Eine Schwankung in dem Erscheinen der Zentralspindel, wie sie in den männlichen Keimzellen von *Enteroxenos* zum Vorschein kommt, ist nur in solchen Fällen zu erwarten, wo bei der Zellteilung relativ wenig Kraft in Anspruch genommen wird. Nur dann wird nämlich die Zentralspindel so wenig hell erscheinen, daß ihr Hervortreten von der Existenz deutlicher Fasern abhängig ist, und nur dann wird es auch eintreffen können, daß die einmal gebildeten Fasern schon durch die erste Verlangsamung der Bewegung wieder aufgelöst werden. Daß die bei *Enteroxenos* in Anspruch genommene Kraft eben groß genug ist, um überhaupt eine Faserbildung bewirken zu können, geht daraus hervor, daß eine Polstrahlung zu keiner Zeit deutlich hervortritt, auch wenn die Zentralspindelfasern sichtbar sind. Die zentripetale Hyaloplasmabewegung findet in einem kugeligen Bereich um das Centrosoma herum, mit Ausnahme des kleinen Kugelsektors der Zentralspindel, statt; und wenn trotzdem die zentrifugale Bewegung dieser Zentralspindel die zentripetale der Polstrahlung aufwiegen soll, so ist es klar, daß sie auch mit entsprechend größerer Geschwindigkeit geschehen muß. Eben dieser Unterschied genügt aber in unserem Fall, um in der Zentralspindel deutliche Fasern

hervortreten zu lassen, während in der Polstrahlung noch keine Fasern sichtbar sind ¹⁾).

Es lassen sich dann auch sehr wohl Fälle denken, wo bei der Zellteilung noch weniger Kräfte in Anspruch genommen werden, und wo auch in der Zentralspindel keine Fasern nachgewiesen werden können. Die ganze sichtbare Teilungsfigur wird in diesen Fällen, außer den Chromosomen und Centrosomen, nur aus den fibrillären Zugfasern bestehen müssen.

Es wurde oben gezeigt, daß die Zentralspindelfasern — wenn sie in der Telophase noch bestehen bleiben — eine starke Kontraktion erleiden (Fig. 157). Diese Verkürzung der Zentralspindelfasern steht mit der Rückströmung des Hyaloplasma aus der Spindel in ursächlicher Verbindung, ebenso wie früher ihre Verlängerung durch eine entgegengesetzte Bewegung verursacht wurde.

Eine Mechanik der Teilung, wie die im obigen dargestellte, stimmt — wie ich es zu zeigen versucht habe — bis in die kleinsten Details mit den bei *Enteroxenos* vorgefundenen Verhältnissen überein, indem sich nicht nur die Beobachtungen der Theorie anpassen lassen, sondern die Theorie sich direkt aus den vorliegenden Tatsachen herauslesen läßt. Ein Vergleich zwischen den Reifungsteilungen der männlichen und der weiblichen Keimzellen bei diesem Tier, oder zwischen den weiblichen Keimzellen vor und nach ihrer Wachstumsperiode, zeigt aber, wie außerordentlich ungleich die morphologischen Bilder sein können, die in verschiedenen Zellen durch dieselben Kräfte hervorgerufen werden, und auch, daß desto mannigfaltigere Bilder zum Vorschein kommen, je größer die Kraft ist, die bei der Zellteilung in Anspruch genommen wird.

Da die Teilungsvorgänge der kleinen sowohl als der großen Zellen bei *Enteroxenos* an und für sich nichts zeigen, was sie von ähnlichen Vorgängen bei den meisten anderen Formen wesentlich unterscheidet, so glaube ich in diesem Punkte meine bei *Enteroxenos* gewonnenen Resultate ohne weiteres auch auf diese Formen übertragen zu können.

1) Auch wenn in gut fixierten Präparaten keine Fasern nachweisbar sind, lassen sich doch oft durch Behandlung mit stärker kontrahierenden Fixationsflüssigkeiten deutliche Fasern zum Vorschein bringen. Dies zeigt, daß auch hier eine gewisse Einordnung der Mikrosomen geschehen ist, nur nicht scharf genug, um ohne weiteres sichtbar hervorzutreten.

Doch scheint es mir, um meinen Resultaten der Teilungsmechanik eine generelle Geltung beilegen zu dürfen, geboten, ihre Richtigkeit noch an zwei besonders interessanten Objekten, die auch zum Teil von dem bei *Enteroxenos* zu Tage tretenden Teilungsvorgang abweichende Bilder zeigen, zu prüfen. Es sind dies die großen Spermatocyten des Salamanders, bei denen MEVES (1897) eine Reihe charakteristischer Erscheinungen im Verhalten der Zentralspindel und der Polstrahlungen beschrieben hat, und vor allem die Eier und Blastomere von *Rhynchelmis*, bei denen nach der interessanten Darstellung von VEJDOVSKY und MRÁZEK (1903) Strahlungserscheinungen vorkommen, die an Klarheit aber auch an Komplikation alles übertreffen, was an anderen Objekten bis jetzt konstatiert werden konnte.

In den Spermatocyten vom Salamander zeigt, wie schon aus früheren Untersuchungen (HERMANN 1891, DRÜNER 1895) bekannt war, die Zentralspindel eine mächtige Entfaltung. Von MEVES (1897) wurde dann ihr Verhalten sowohl in den Spermatogonien als in beiden Spermatocyten generationen genau verfolgt, und dies zeigt auf vielen Punkten eine auffallende Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos*, obgleich von MEVES die „Fasern“ der Zentralspindel als ihre wesentlichen Bestandteile gehalten werden. So werden z. B. die Formveränderungen der Spindel unter dem Einfluß des von den Zugfasern geübten Widerstandes in genau derselben Weise beschrieben, mit Annäherung der Centrosomen und kugelige Auftreibung der Spindel in der Metaphase.

Das Eigentümliche im Verhalten der Zentralspindel des Salamanders ist aber ein außerordentlich starkes Längenwachstum ihrer Fasern während der späteren Teilungsphasen. Besonders in den Spermatogonien (MEVES 1897, Fig. 12 und 13) ist diese Erscheinung auffallend, und die Bilder erinnern in dieser Beziehung an die Verhältnisse der Polocyten bei *Enteroxenos* (Fig. 81 c).

Bei *Enteroxenos* war hier das Verhalten der Zentralspindel als abnorm zu betrachten, und es wurde dadurch erklärt, daß der normalerweise von den Zugfasern gegen die Verlängerung der Zentralspindel geübte Widerstand in den Polocyten ausbleibt, und daher die einmal eingeleitete Strömung des Hyaloplasma in die Spindel hinein ungestört fortsetzen darf.

In den Spermatogonien und Spermatocyten vom Salamander sind zwar die Zugfasern in normaler Entwicklung vorhanden,

aber die Verbindungsfasern zwischen den Tochterchromosomen scheinen hier kaum nachweisbar zu sein. MEVES erwähnt für die erste Reifungsteilung (1897, p. 49), daß „die äquatoriale Verdünnung und Zerreißung der Chromosomen verhältnismäßig leicht und bald zu erfolgen“ scheint, und in den Abbildungen spielen die Verbindungsfasern keine Rolle.

Wir haben also hier einen Fall, wo der von den Zugfasern geübte Widerstand mit der Trennung der Chromosomen plötzlich aufgehoben wird, und das schon in einer Phase der Teilung, wo noch keine Umkehr in der Strömungsrichtung stattgefunden hat. Die Bewegung wird daher auch in der ursprünglichen Richtung und zwar mit gesteigerter Geschwindigkeit fortgesetzt, während die deutlich hervortretenden Fasern sich entsprechend rasch verlängern.

In den Polocyten bei *Enteroxenos* findet überhaupt keine Rückströmung aus der Zentralspindel und auch keine Teilung der Zelle statt; in den männlichen Keimzellen des Salamanders kommt dagegen ein Moment hinzu, das für den Abschluß der Teilung entscheidend wirkt, nämlich die Entstehung der Tochterkerne. Um beide Tochterplatten der Chromosomen sieht man in den Abbildungen von MEVES eine wachsende Menge Hyaloplasma sich ansammeln, und gleichzeitig zeigen die Zentralspindelfasern anstatt des früheren Wachstums eine rasche Kontraktion. Auch das Verhalten der Polstrahlen deutet darauf hin, daß die Hyaloplasmaströmung jetzt eine entgegengesetzte Richtung eingeschlagen hat.

Mit der wachsenden Zentralspindel ist nach MEVES die Polstrahlung immer kleiner geworden, und zur Zeit der beginnenden Einschnürung der Zelloberfläche ist sie kaum nachweisbar. In den Telophasen dagegen entsteht wieder eine mächtige Polstrahlung, deren Strahlen sich immer mehr verlängern, so daß sie mit ihren peripheren Enden an die Membran der Tochterzelle heranreichen, während das mit ihren zentralen Enden verbundene Centrosoma in der verschiedensten Weise verlagert wird (MEVES 1897, Fig. 77—82).

Diese neuen Polstrahlen sind nach MEVES (p. 23) „offenbar auf Kosten der Spindelfasern aufgebaut“, ein Verhalten, daß sich eben durch eine Rückströmung des früher in der Zentralspindel angehäuften Hyaloplasma erklären läßt. Während diese Ausgleichung des Hyaloplasma bei *Enteroxenos* ganz langsam und diffus geschah, ist die Bewegung hier so viel rascher, daß eine Strahlenbildung erfolgt.

Die Polstrahlen nehmen hier, wie auch in der frühen Prophase, an Länge zu; es ist aber von Interesse zu bemerken, daß — unter der obigen Annahme — dies Längenwachstum in beiden Fällen verschiedene Ursachen hat. In der Prophase ist die Hyaloplasmaabewegung eine zentripetale, und das Wachstum der Strahlen bedeutet hier, daß von immer weiteren Kreisen, das Hyaloplasma in die Bewegung mit hineingezogen wird, also eine Anlagerung neuer Bestandteile an den peripheren Enden der Strahlen. Wenn in der Telophase Polstrahlungen entstehen, wird aber ihr Wachstum an den zentralen Enden geschehen.

Durch das Wachstum der Polstrahlen und die gleichzeitig vor sich gehende Kontraktion der Zentralspindel wird beim Salamander die Lage der Centrosomen in beiden Tochterzellen verschiedentlich verändert, bis endlich die Tochterzellen, sowie ihre einzelnen Bestandteile, mit dem wiederhergestellten Gleichgewicht im Cytoplasma ihre endliche Form und Lage einnehmen.

Noch einen Punkt möchte ich auf Grundlage der von MEVES gemachten Beobachtungen etwas näher erörtern. In den von TEICHMANN beschriebenen abnormen Zellteilungen bei Echinodermen wurde die Einschnürung der Zellmembran durch ein Zusammenwirken beider Polstrahlungen ermöglicht, indem „die zwischen den Zentren liegende Region, in der sich deren Wirkungen begegnen“, eine Stelle größter Plasmaarmut repräsentiert; und wenn „die zentripetale Plasmaabewegung“ so stark geworden ist, „daß sie zwischen beiden Mittelpunkten an einer Stelle die Zelloberfläche erreicht“, sind die Bedingungen vorhanden für eine durch die Oberflächenspannung bewirkte Zerlegung der Zelle in zwei Hälften.

In den Oocyten von *Enterixenos* ist ein Zusammenwirken zwischen Polstrahlen und Zentralspindel notwendig, um eine Zellteilung zu ermöglichen. Durch die Verlängerung der Polstrahlen bis an die Zellmembran, wird wohl hier ein Angriffspunkt für die furchende Kraft geschaffen; aber die Furche kann erst dann die Zelle durchschneiden, wenn in der Zentralspindel die Rückströmung so weit vorgeschritten ist, daß im Äquator der Spindel auch wirklich eine Stelle größter Plasmaarmut zu finden ist. Erst dann werden sich die Zentralspindelfasern auflösen oder in die Bildung eines Zwischenkörperchens übergehen und die Zelle wird in zwei Hälften zerlegt.

Beim Salamander endlich scheint ein Fall vorzukommen, wo die Einschnürung der Zellmembran durch die Zentralspindel

allein, ohne Hilfe der Polstrahlungen, vorbereitet wird. Während nämlich die Polstrahlungen auf dem betreffenden Stadium sehr schwach entwickelt sind, breitet sich die stark angewachsene Zentralspindel im Aequator allseitig bis zur Berührung mit der Zellmembran aus, und wenn hier bei der Tochterkernbildung eine auf die beiden Pole gerichtete Bewegung des Hyaloplasma eintritt, werden die Zentralspindelstrahlen genau in derselben Weise die Zellteilung vorbereiten, wie von TEICHMANN bei der Polstrahlung beschrieben wurde.

Bei *Rhynchelmis* sind die Eier und besonders die Teilungsfiguren ungemein groß, und die von VEJDOVSKY und MRÁZEK [1903]¹⁾ bei diesem Objekt beschriebenen Vorgänge scheinen mir von solcher Bedeutung zu sein, daß sie bei jedem Versuch einer Erklärung der Zellteilungsmechanik in Betracht gezogen werden müssen.

Die Teilung dieser großen Zellen erfordert eine viel größere Kraftentfaltung, als bei den kleineren Zellen der Fall ist, und daher tritt auch in den morphologischen Bildern eine Komplikation hervor, die diejenige der kleineren Zellen weit übertrifft. Während aber die Schlüsse, die sich aus den großen und übersichtlichen Bildern dieser Zellen in Bezug auf die Teilungsmechanik ziehen lassen, mit großer Wahrscheinlichkeit auch auf kleinere Zellen überführt werden können, ist dies kaum mit den morphologischen Resultaten der Fall.

Durch die größere Entfaltung der bei der Teilung wirkenden Kräfte wird nämlich auch eine stärkere Differenzierung und eine daraus erfolgende größere Komplikation der Bilder hervorgerufen.

So vielen Wert ich auch den interessanten Resultaten von VEJDOVSKY und MRÁZEK beilegen möchte, muß ich daher doch im Gegensatz zu diesen Autoren (p. 553) behaupten, daß es sich in Betreff der morphologischen Bilder um einen „nur für *Rhynchelmis* gültigen Spezialfall“ handelt und nicht „um einen Vorgang, der auch bei vielen anderen daraufhin näher geprüften Eiern und Zellen als ein normales Geschehen auftritt“.

Eben weil wir aber in diesem Spezialfall das äußerste Extrem einer steigenden Differenzierung innerhalb des karyokinetischen Apparates vor uns haben, deshalb sind auch die Aufschlüsse, die

1) Die Hauptergebnisse dieser Vorgänge sind von VEJDOVSKY schon 1888 veröffentlicht worden.

an diesem Objekt über die Teilungsmechanik gewonnen werden können, von so außerordentlich großer Bedeutung.

Ich werde im folgenden durch einen Vergleich mit der von VEJDOVSKY und MRÁZEK gegebenen Darstellung der Verhältnisse bei *Rhynchelmis* die Richtigkeit meiner Resultate über die Teilungsmechanik prüfen.

Ein wesentlicher Punkt der Uebereinstimmung liegt darin, daß sich auch bei *Rhynchelmis* die Polstrahlen nicht als „wirkliche Fasern“ erklären lassen, sondern nur „als sichtbarer Ausdruck der inneren zentripetalen Bewegung und Umbildung des Hyaloplasmas“ (VEJDOVSKY und MRÁZEK 1903, p. 525).

In den mittelgroßen Zellen (großen Mesomeren) bei *Rhynchelmis* scheinen sich die Strahlungsphänomene in ganz ähnlicher Weise abzuspielen, wie bei *Enteroxenos* von mir beschrieben. Die Centroplasmen (Centrosomen) quellen bei jeder Teilung stark auf, und es entstehen endogen in denselben „Tochtercentroplasmen“ (Centriolen), an deren Oberfläche neue Polstrahlen herantreten. Wie bei *Enteroxenos*, zerfällt auch am Ende jeder Teilung das aufgequollene Centrosoma, und die nächste Teilung wird durch das junge Strahlensystem in seinem Innern eingeleitet (VEJDOVSKY und MRÁZEK, Fig. 56—61).

In den größten Zellen dagegen, den Eiern und Blastomeren, geschieht das Aufquellen der Centroplasmen mit außerordentlicher Intensität, und nicht nur Tochter- sondern auch Enkelcentroplasmen entstehen zwischen je zwei Teilungen innerhalb eines Muttercentroplasma. Von Bedeutung für die Teilungsmechanik ist es hier, daß trotz dieser Komplikation immer nur eine Teilung des Cytozentrums in jeder Zellgeneration stattfindet.

Dies alles läßt sich sehr wohl mit dem oben bei *Enteroxenos* beschriebenen Vorgang in Einklang bringen: Bei dem in der zentripetalen Hyaloplasmaströmung der Polstrahlen begründeten Aufquellen des Centrosoma wird seine „aktive“ Substanz in der Mitte, im Centriol, konzentriert, und wenn das letztere eine genügende Kraft erreicht hat, um auf das umgebende Hyaloplasma verdichtend zu wirken, wird auch diese Kraft gebraucht, gleichgültig, ob das Muttercentrosoma schon zu Grunde gegangen ist oder nicht. — Der von VEJDOVSKY und MRÁZEK geführte Nachweis einer zweimaligen, endogenen Neubildung eines Strahlensystems innerhalb einer Zellgeneration ist auch daher von großem Interesse, weil er zeigt, daß die Centriolenbildung nicht notwendigerweise mit der Teilung des Cytozentrums in Zusammenhang stehen muß.

Ich habe bei der Besprechung der Cytozentren erwähnt, daß ein Centrosoma, um ohne Substanzverlust in die beiden Tochtercentrosomen übergehen zu können, eine gewisse Größe nicht übersteigen darf, weil seine Oberflächenspannung dann nicht genügen würde, das Centroplasma um die beiden Centriolen abzurunden.

Auch diese Anschauung wird durch die eigentümlichen Verhältnisse bei *Rhynchelmis* gestützt. VEJDOVSKY und MRÁZEK beschreiben nämlich hier zwei verschiedene Typen in der Bildung der Tochtercentroplasmen, deren Beziehungen zur Centriolenteilung von großem Interesse sind.

Der erste Typus beruht darauf (p. 526), „daß sich zuerst das Centriol innerhalb des alten Centroplasmas verdoppelt und um jedes Teilungsprodukt bildet sich vollständig je ein neues Centroplasma“. Dieser Typus ist nach VEJDOVSKY und MRÁZEK für die Glossiphonien allgemein gültig, während er bei *Rhynchelmis* nur ausnahmsweise vorkommt. In der Regel geschieht hier die Bildung der Tochtercentroplasmen nach dem zweiten Typus.

Nach diesem (p. 527) „bleibt das Centriol im Zentrum des Muttercentroplasma einfach, es teilt sich erst sekundär, nachdem das Tochtercentroplasma bereits angelegt ist“. Später sieht man auch das Tochtercentroplasma, „das infolge des Zufließens des Materiales bis zu gewisser Größe“ herangewachsen ist, sich „zu zwei gleich großen Hälften, deren Zentrum je ein Centriol ist“, einschnüren. „Diese Teilung geschieht aber nicht so einfach“, und noch bevor „die Teilung des Tochtercentroplasma ganz vollzogen ist, sehen wir innerhalb jeder Hälfte eine prächtige Strahlung um die Centriolen“, die Enkelcentroplasmen.

Eine Entscheidung, ob der erste oder zweite Typus zur Entfaltung kommen soll, liegt, nach dem obigen, in der Teilung der Centriolen. Geschieht dieselbe — wie bei allen früher bekannten Objekten — zu einer Zeit, wenn noch keine Strahlung um die Centriolen entstanden ist, dann kommt es nicht zur Bildung von „Enkelcentroplasmen“. Um die beiden Tochtercentriolen herum bildet sich ein dizentrisches Strahlensystem, und damit ist die nächste Zellgeneration schon eingeleitet. Wenn aber die Aktivität des Centriols schon vor der Zeit eintritt, wo es zur Teilung reif ist, dann muß ein monozentrisches Tochtercentroplasma entstehen, und die für die folgende Zellteilung notwendige Dizentrität läßt sich erst durch Teilung des im Innern des Tochtercentroplasma befindlichen Centriols erreichen. Nachdem diese Teilung geschehen ist, versucht sich das Tochtercentroplasma „zu zwei gleich großen

Hälften, deren Zentrum je ein Centriol ist, einzuschnüren (VEJDOVSKY und MRÀZEK, Fig. 49—50). Wenn dieser Versuch zu Ende geführt werden könnte, würden die beiden Hälften des Tochtercentroplasma als Centrosomen bei der folgenden Teilung fungieren, und es würden keine Enkelcentroplasmen entstehen. So geht es aber nicht, das Tochtercentroplasma ist zur Zeit der Centriolenteilung schon so stark herangewachsen, daß seine Oberflächenspannung nicht mehr genügt, um seine Teilung herbeizuführen, und die dizentrische Strahlung wird daher wieder innerhalb desselben, um die nackten Centriolen herum, entstehen müssen.

Bei noch größeren Strahlungserscheinungen als den bei *Rhynchelmis* entdeckten ließe sich wohl auch eine größere Komplikation im Verhalten des Cytozentrums vorstellen, indem die Zahl der in einer Zellgeneration endogen entstehenden „Centroplasmen“ noch gesteigert werden könnte. Diese Steigerung wäre aber nur in dem vor der Centriolenteilung liegenden Zeitraum zu erwarten. Die Zahl der endogen entstehenden monozentrischen Strahlungen könnte mit der steigenden Entwicklung des ganzen Teilungsapparates wohl größer werden; wenn aber erst durch die Teilung der Centriolen eine Dizentrität angebahnt worden wäre, würde um jedes dieser Zentren nur noch einmal eine Strahlung entstehen können, nämlich die Polstrahlungen der folgenden Teilung.

Eine wesentliche Differenz zwischen der Darstellung von VEJDOVSKY und MRÀZEK und der meinigen ist in Bezug auf das Verhalten zwischen Centriol und Centrosoma zu finden. Von VEJDOVSKY und MRÀZEK wird beschrieben, wie bei *Rhynchelmis* mit dem Spermatozoon ein Centriol in das Ei hineingeführt worden sei, das durch die folgenden Zellgenerationen permanent verfolgt werden könne. Die Centrosomen (Centroplasmen) sind nach ihnen als äußere, durch die Strahlung bewirkte Anlagerungen um die permanenten Centriolen herum zu betrachten.

Im Gegensatz dazu habe ich für die „großen“ Centrosomen die Neubildung der Centriolen in jeder Zellgeneration als innere Differenzierung der Centrosomen angenommen.

So groß auch der Gegensatz dieser beiden Auffassungen erscheinen mag, so ist er doch, glaube ich, in keinem wesentlichen Unterschied der beiden Objekte begründet, und es lassen sich auch die Verhältnisse bei *Rhynchelmis* in derselben Weise erklären, wie diejenigen bei *Enteroxenos*.

Bei der Beschreibung der Entstehung der ersten Furchungsspindel wird von VEJDOVSKY und MRÀZEK zuerst ein Stadium

abgebildet (Fig. 33), wo nach der Teilung des Spermazentrums die neuentstandenen Strahlen „fast die Oberfläche der Centriolen berühren“ (p. 503). Und in den „nächsten Stadien“ (Fig. 34) „sieht man die Centriolen schon mit einem hyalinen Höfchen umgeben, an dessen Peripherie das neue Strahlensystem hervortritt“.

Der Uebergang zwischen diesen beiden Stadien wird nicht durch Beobachtungen vermittelt, sondern durch eine Erklärung der Autoren in folgendem Satz (p. 504): „Die Entstehung dieses neuen Strahlensystems müssen wir uns so vorstellen, daß das feinkörnige, interalveoläre Plasma zu neuen Plasmaströmen oder Radian umgeordnet, die Bildung des neuen Tochtercentroplasma in der Gestalt des erwähnten hyalinen Höfchens hervorgerufen hat.“

Neben dieser Vorstellung könnte aber auch eine andere Platz finden, die nämlich, daß das hyaline Höfchen nicht durch Anlagerung von Hyaloplasma außerhalb des ursprünglichen Cytozentrums, sondern vielmehr durch Aufnahme dieses Hyaloplasma von seiten der Cytozentren und ein daraus folgendes Aufquellen derselben entstanden ist, während in ihrem Inneren wieder durch Verdichtung ein zentrales Körnchen erscheint. Die Abbildungen der Mesomeren bei *Rhynchelmis* (V. und M. Fig. 56—60) scheinen in der Tat mehr für die letztere, als für die erstere Annahme zu sprechen.

Ein Stadium in den Beobachtungen von VEJDOVSKY und MRÁZEK scheint jedoch beim ersten Anblick unbedingt zu Gunsten ihrer Auffassung des Centrosoma (Centroplasma) als eine „äußere Anlagerung“ zu sprechen. Es ist dies das erste Auftreten des Centroplasma um das Spermazentrum herum, eine Bildung, die übrigens mit den Strahlungszentren der ersten Furchungsteilung nichts zu tun hat.

Hier wird nämlich in überzeugender Weise in Wort und Bild gezeigt, daß von dem mit dem Spermatozoon ins Ei hinein gebrachten Cytozentrum „eine Reizwirkung auf die Grundsubstanz des Eies“ geübt wird, die in der Bildung der Radian, d. h. der zentripetalen Plasmaströme, sich Ausdruck gibt. „Als eine Resultante der zentripetalen Plasmaströmung“ (p. 494) entsteht dann allmählich um das Cytozentrum herum eine mächtige Plasmaanhäufung, die von VEJDOVSKY und MRÁZEK mit dem Centrosom BOVERIS identifiziert wird. Dieses Centroplasma wird bei der Teilung des Cytozentrums nicht geteilt, sondern bleibt als eine helle Zone bestehen, in der sich die ganze Teilungsfigur ausbreitet (V. und M. Fig. 22—38).

Daß diese helle Zone durch eine äußere Anlagerung des Cytozentrums entsteht, scheint zweifellos. Eine andere Frage ist es aber, ob sie auch mit dem Centrosom BOVERIS homolog ist, und ich muß auf Grundlage meiner Beobachtungen bei *Enteroxenos* diese Frage in anderer Weise beantworten als VEJDOVSKY und MRÁZEK.

Es besteht zwischen der ersten Furchungsteilung und den zunächst folgenden eben in Betreff ihrer Cytozentren ein wesentlicher Unterschied. Die Cytozentren der ersten Teilung, die mit dem Spermium ins Ei hineingebracht wurden, sind von Anfang an ganz klein, und die charakteristischen Umgebungen derselben werden aus einem völlig undifferenzierten Material neu hergestellt. Bei den folgenden Teilungen dagegen, zwischen denen bei *Rhynchelmis* kein eigentliches Ruhestadium eingeschoben ist, werden nicht nur die Cytozentren selbst, sondern auch zum Teil ihre charakteristischen Umgebungen von der vorhergehenden Zellgeneration als Erbe übernommen.

Ein ganz analoger Unterschied besteht zwischen beiden Reifungsteilungen der Oocyten bei *Enteroxenos*, sowie auch bei vielen anderen Formen. Die erste Teilung wird durch die Entstehung einer hellen Zone außerhalb der kleinen Centrosomen eingeleitet, bei der zweiten Teilung dagegen sieht man eine entsprechende helle Zone auf dem präformierten Boden des alten Centrosoma entstehen.

Man würde aber hier sehr irren, wenn man die helle Zone der ersten Reifungsteilung für ein Centrosoma halten würde, weil diejenige der zweiten Teilung auf Grundlage eines alten Centrosoma entstanden ist. Und dasselbe läßt sich mit gleichem Recht von den Centroplasmen der ersten und zweiten Furchungsteilung bei *Rhynchelmis* sagen.

Die hellen, durch Anhäufung von Hyaloplasma gebildeten Zonen um die Centrosomen herum sind charakteristische Begleiterscheinungen jeder wohlentwickelten Strahlung; es scheint aber von untergeordneter Bedeutung, ob das Hyaloplasma dem undifferenzierten Cytoplasma entnommen wird, oder ob es schon in dem Centrosoma der vorhergehenden Teilung eine Rolle gespielt hat.

Ich glaube also, aus meinen Erfahrungen an *Enteroxenos* schließen zu dürfen, daß auch bei *Rhynchelmis* das mit der Spermie ins Ei hineingebrachte Cytozentrum ein Centrosoma und nicht ein Centriol ist, und daß die Plasmaanhäufung außerhalb desselben nicht als ein Centrosoma betrachtet werden kann, sondern

als ein Homologon der hellen Zone bei *Enteroxenos*. Nur zeigen bei *Rhynchelmis* alle Strahlungserscheinungen, also auch sowohl Centrosomen als „helle Zonen“, eine viel stärkere Entfaltung als bei irgend einem anderen, bis jetzt bekannten Objekt nachgewiesen worden ist.

Zuletzt möchte ich auch noch die Frage erörtern, ob meine für *Enteroxenos* gegebene Deutung der Zentralspindel auch für die eigentümlichen Bilder bei *Rhynchelmis* eine befriedigende Erklärung zu liefern im stande ist.

Eine typische Zentralspindel wird von VEJDOVSKY und MRÁZEK in ihrer Fig. 44 abgebildet, die das erste Entfernen beider Tochtercentriolen innerhalb des Muttercentroplasma darstellt.

Sie legen aber derselben keine Bedeutung bei, sondern sagen ausdrücklich, daß (p. 524) „nachdem sich die Centriolen weit voneinander entfernt haben, auch die zwischen ihnen sich erstreckenden Strahlen“ verschwinden. Dieser Satz wird jedoch durch ihre, sonst so überaus klaren Abbildungen, eigentlich nicht bestätigt.

In zwei Figuren werden zwar junge Strahlungszentren abgebildet, ohne jede sichtbare Verbindungsbrücke. Die eine (Fig. 33) stellt ein Stadium nach der Teilung des Spermacentrosoma dar, wo die beiden Tochterzentren innerhalb der oben besprochenen Plasmaanhäufung ziemlich weit voneinander entfernt liegen. Die Verfasser würden aber gewiß auch selbst dieser Abbildung keine entscheidende Bedeutung beilegen, da es ihnen, nach ihrer eigenen Aussage, nicht gelungen ist (p. 502) „eine Methode ausfindig zu machen, um die äußerst subtilen Strukturen des inneren Kugelinhaltes (Centroplasma) fixieren zu können“, und sie mußten sich „meist nur mit den zerrissenen Ueberbleibseln des Reticulums begnügen“.

Auch in Fig. 52 (unten) sind von VEJDOVSKY und MRÁZEK zwei völlig getrennte Strahlungszentren abgebildet. Es ist dies einer der bei *Rhynchelmis* nur ausnahmsweise vorkommenden Fälle, wo die Teilung des Centriols schon vor dem Beginn ihrer strahlungserregenden Wirksamkeit vollzogen worden ist. Damit ist aber auch eine Erklärung für die Abwesenheit einer Zentralspindel zwischen beiden Zentren gegeben.

Bei *Enteroxenos* ging es nämlich deutlich genug hervor, und ähnliches ist auch früher bei *Echinus* (BOVERI 1901) gezeigt worden, daß die Stellung der Centriolen innerhalb eines noch wirksamen Centrosoma als Resultat eines allgemeinen Gleichgewichtszustandes des Centroplasma betrachtet werden muß. So-

lange das Centrosoma noch kugelrund war, lagen die Centriolen in beliebiger Stellung im Verhältnis zur Achse der Teilungsfigur; sobald es aber gegen Ende der Teilung in die Breite ausgezogen wurde, wurden auch die Centriolen, anscheinend ganz passiv, weiter auseinander entfernt und so eingestellt, daß ihre Verbindungslinie mit der Längsachse des Centrosoma zusammenfiel. So läßt sich auch das Verhalten der inneren Strahlungszentren in Fig. 52 (VEJDOVSKY und MRÁZEK) erklären. Ihre Lage ist durch die Form des Centroplasma bestimmt, und erst später ist dann ihre Aktivität den Umgebungen gegenüber eingeleitet worden. Ein Zusammenwirken beider Zentren, und damit auch ein aktives Entfernen derselben, ist noch nicht zustande gekommen und daher auch keine Zentralspindel nachweisbar.

In allen übrigen Abbildungen bei VEJDOVSKY und MRÁZEK sieht man die Schwesterzentren unter sich in Verbindung stehen, nicht immer durch typische Zentralspindeln, sondern in einer Weise, die sich — wie jetzt gezeigt werden soll — sehr wohl mit dem für *Enteroxenos* entworfenen Bild der Zentralspindel in Einklang bringen läßt.

Die Spindelfigur zeigt bei *Rhynchelmis* ein sehr eigenartiges Verhalten, indem die aus dem Kerngerüst entstandenen Zugfasern während der ganzen Teilung dicht vereinigt bleiben, so daß sie eine nahezu kompakte Achse in der Spindel bilden. Die eventuell auftretende Zentralspindel (die hier nur mit Unrecht ihren Namen tragen würde), findet nur außerhalb dieser „Kernspindel“ ihren Platz.

Eine andere Eigentümlichkeit bei der Spindelbildung von *Rhynchelmis* sind die „mächtigen Protuberanzen“, „mittels welcher die polaren Centroplasmen mit der Kernspindel innig verbunden sind“ (p. 519). „Diese Protuberanzen sind nicht ursprünglich“ (p. 520), „sie entstehen offenbar erst bei der Bildung der Kernspindel.“ „Durch das fortschreitende Auseinanderweichen der Centroplasmen differenzierte sich deren mit der Spindel in Verbindung stehender Teil und bildete sich zum mächtigen Lappen oder Centroplasma-Protuberanz, welche sich sonst durch dieselbe alveoläre Struktur auszeichnet, wie das Centroplasma selbst. Nur sind die Alveolen, dem Zuge der Spindel entsprechend, in den Protuberanzen reihenartig angeordnet“. — „Also nur die weite Entfernung des ursprünglich kugeligen Centroplasmas vom Furchungs-

kerne hat die gewissermaßen ungewöhnliche und aberrante Gestalt desselben veranlaßt.“

Den letzten Satz möchte ich, in Uebereinstimmung mit meiner Auffassung dieser Vorgänge, umkehren, indem ich glaube, daß die weite Entfernung der Centroplasmen voneinander nicht die Ursache, sondern vielmehr eine Folge von dem Hervorschießen der eigentümlichen Protuberanzen ist, und daß die Protuberanzen nicht als Ausdruck einer Zugwirkung oder — wie auch von VEJDOVSKY und MRÁZEK ausgesprochen — einer Flüssigkeitsströmung aus der Kernspindel in die Centroplasmen, angesehen werden dürfen, sondern daß sie umgekehrt durch eine Hyaloplasmaströmung von beiden Zentren gegen die Spindel hin gebildet werden.

Die Grundlage zu dieser abweichenden Auffassung ist, außer in meinen an *Enteroxenos* gemachten Beobachtungen, hauptsächlich in den Abbildungen von VEJDOVSKY und MRÁZEK selbst zu suchen.

Ueberall nämlich, wo in diesen Abbildungen wohl entwickelte Protuberanzen vorkommen (Fig. 40—41, 45—47) zeigen diese eine sehr charakteristische kolbenartige Form, mit ihrer breiteren, scharf begrenzten Basis der Kernspindel zugekehrt, während sie mit dem anderen Ende kontinuierlich in die Centroplasmen übergehen. Diese Form läßt sich, glaube ich, mit der von VEJDOVSKY und MRÁZEK beschriebenen Entstehungsweise der Protuberanzen nicht vereinigen. Weder durch eine Zugwirkung noch durch eine Strömung in der Richtung von der Spindel gegen die Pole hin könnten die kolbigen Anschwellungen der Protuberanzen zu stande kommen, aber wohl durch eine Strömung in entgegengesetzter Richtung, in die Spindel hinein.

Auch durch eine Betrachtung der verschiedenen Entwicklungsstadien dieser Protuberanzen (VEJDOVSKY und MRÁZEK, Fig. 38 bis 41) wird die Annahme einer solchen Strömung wesentlich gestützt. Die Kolbenform ist zuerst nur wenig auffallend, tritt aber in späteren Teilungsphasen immer deutlicher hervor. Dies läßt sich, glaube ich, so erklären, daß die kompakte Kernspindel nur ein sehr spärliches Eindringen von Hyaloplasma erlaubt; dasselbe wird daher allmählich an den äußeren Enden derselben aufgestaut, wodurch die starke Auftreibung der Protuberanzen bewirkt wird.

Der Unterschied in den Bildern der Zentralspindel bei *Enteroxenos* und *Rhynchelmis* scheint nach dem obigen in der Festigkeit der für *Rhynchelmis* eigentümlichen Kernspindel begründet zu sein, und die mechanische Wirkung der Zentralspindel (resp.

der Protuberanzen) mag wohl in beiden Fällen dieselbe sein, nämlich erstens eine Entfernung der Cytozentren bis zu einem für die Zellteilung günstigen Abstand — und dann auch zweitens eine Streckung der Zugfasern ¹⁾. Es scheint doch auch in den meisten Fällen außer den Protuberanzen auch eine typische Zentralspindel zu existieren, die die Kernspindel allseitig umgibt.

Von besonderem Interesse sind hier auch zwei von VEJDOVSKY und MRÁZEK beschriebene abnorme Teilungsfiguren (Fig. 45 u. 46), wo das Aufquellen des einen Centroplasma unterblieben ist. In beiden Fällen zeigt es sich, daß auf derjenigen Seite, wo das Centroplasma klein geblieben ist, die Protuberanz im Gegenteil eine außergewöhnliche Größe hat; ja in einem Falle (Fig. 46) ist auch die ganze Spindel (Kernspindel sowohl als Zentralspindel) stark aufgebläht.

Auch diese Abnormitäten lassen sich von dem eben besprochenen Gesichtspunkt aus teilweise erklären. Die Polstrahlung ist in beiden Fällen normal entwickelt; der zentripetale Zufluß geschieht also in gleichem Maß an beiden Polen dieser Teilungsfiguren. Während aber an dem einen Pol das Hyaloplasma in üblicher Weise von dem Centroplasma aufgenommen wird, wobei dasselbe stark aufquillt, so ist das andere Cytozentrum insoweit abnorm, als es seine Fähigkeit zum Aufquellen eingebüßt hat. Das durch die Polstrahlung angehäuften Hyaloplasma muß dann hier direkt in der Protuberanz einen Abfluß suchen und diese ist daher ungewöhnlich stark angewachsen. Der Druck kann dann zuletzt (Fig. 46) in der Protuberanz so groß werden, daß das Hyaloplasma auch in die Spindel selbst hineingepreßt wird.

C. Chromatindiminution.

Im beschreibenden Teil wurde gezeigt, daß die chromatischen Doppelfädchen der Oocytenkerne nach vollendeter Konjugation stark heranwachsen, um sich später zum zweiten Mal netzförmig im Kern zu verbreiten, und weiter, daß am Ende der Wachstumsperiode ein Zerfall des Chromatins schon innerhalb des Kernes stattfindet, infolgedessen nur ein Teil des Chromatins bei der

1) Eine Streckung der Zugfasern läßt sich bei Rhynchelmis nur unter der Voraussetzung annehmen, daß sie nicht nur auf der Basis der Protuberanzen, sondern auch an deren Seitenwänden oder an dem noch kugeligen Teil des Centroplasma befestigt sind.

Chromosomenbildung Verwendung fand, während das übrige in Form ganz kleiner Chromatinbrocken außerhalb der mitotischen Figur als eine „Körnchenhülle“ um dieselbe herum angeordnet wurde.

In einer vorläufigen Mitteilung (1905) habe ich schon auf die große Uebereinstimmung hingewiesen, die zwischen diesem Prozeß bei *Enteroxenos* und dem von GIARDINA (1901) beschriebenen Verhalten des Chromatins bei *Dytiscus* besteht. Die eigentümliche Differenzierung des Chromatins bei *Dytiscus* war aber schon früher von BOVERI (1904) als ein Diminutionsprozeß aufgefaßt worden, von ähnlicher Bedeutung wie der von ihm selbst bei *Ascaris meg.* entdeckte. So war nur noch ein Schritt übrig, um in dem bei *Enteroxenos*, wie bei so vielen anderen Formen, vorkommenden Zerfall des Chromatins am Ende der Wachstumsperiode der Oocyten auch einen Diminutionsvorgang zu ersehen. Durch eine nähere Untersuchung des Chromatins der lange dauernden Oocytengeneration bei *Enteroxenos* wurde diese Annahme nur bestätigt, indem es mit großer Wahrscheinlichkeit hervorging, daß bei dem Zerfall des Chromatins jedes Chromsoma einen Teil seiner Chromatinsubstanz verliert. Ich werde im folgenden diese Frage etwas näher erörtern.

Um einen Vergleich mit den Verhältnissen bei *Dytiscus* zu erleichtern, erlaube ich mir einige seiner Abbildungen hier beizufügen (Textfig. E bis G). In dem Schema (Fig. E) wird das Verhalten der aufeinanderfolgenden Generationen illustriert, innerhalb welcher die Differenzierung zwischen Oocyte und Nährzellen vollzogen wird, und in Fig. F 1—6 wird das Verhalten des Chromatins während der ersten der im Schema dargestellten Zellteilungen abgebildet.

Während bei *Dytiscus* in den vorhergehenden Mitosen die Verteilung des Chromatins auf je zwei Tochterzellen eine normale war, so geschieht in einer gewissen Generation der Oogonien, eine Sonderung des Chromatins in zwei Hälften (Fig. F 2—3), von denen die eine — ca. 40 Chromosomen — durch mitotische Teilung auf die beiden Tochterzellen gleich verteilt wird, die andere Hälfte dagegen eine kompakte Chromatinmasse bildet, und bei der Teilung außerhalb der Spindel ringförmig angeordnet wird, um ungeteilt auf die eine Tochterzelle übergeführt zu werden (Fig. F 4—5).

Nach der Zellteilung wird der Chromatinring wohl mit den Chromosomen zusammen innerhalb einer Kernmembran eingeschlossen, erhält sich aber hier als eine kompakte Chromatin-

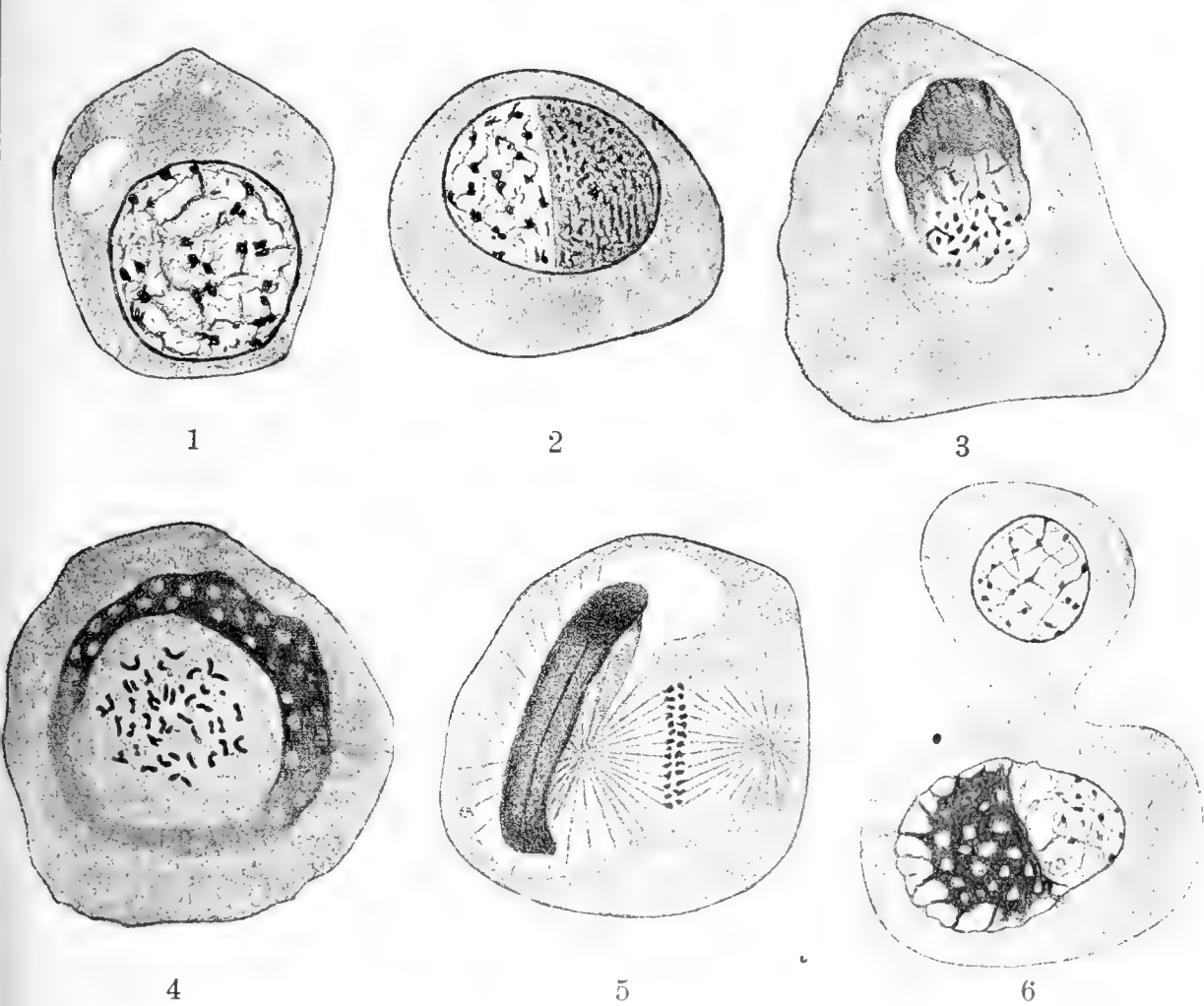
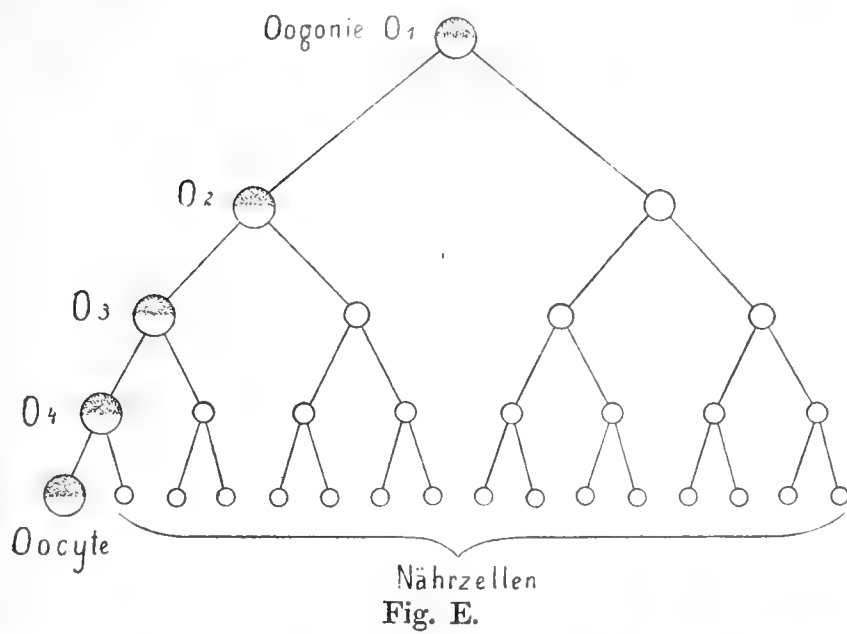


Fig. F1—6.

Fig. E und F1—6. Differenzierung der Keimzellen und Nährzellen in der Oogenese von *Dytiscus*. (Aus BOVERI 1904, nach GIARDINA 1901.)

masse (Fig. F 6). Derselbe Prozeß wiederholt sich noch 3mal, und als Resultat sieht man (Fig. E) aus der einen Oogonie 16 Zellen hervorgehen, unter denen 15 chromatinarme Nährzellen von einer chromatinreichen Oocyte zu unterscheiden sind. Die Oocyte hat, außer den ca. 40, allen Zellen zukommenden Chromosomen auch den ganzen kompakten Chromatinring bekommen.

Das weitere Schicksal dieses Oocytenkernes wird in einer späteren Arbeit von GIARDINA (1902) berührt. Er bildet hier zwei Stadien einer jungen Oocyte ab (Textfig. G), aus welchen hervorzugehen scheint, daß diejenige Hälfte des Chromatins, die den 40 Chromosomen entstammt (*R*), in eine Synapsis eintritt, während das aus dem Ring stammende Chromatin (*S*) direkt in ein grobmaschiges Netzwerk umgebildet wird.

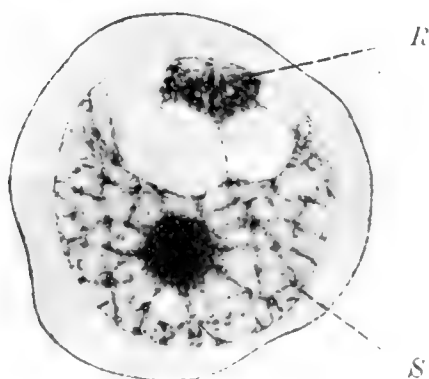


Fig. Ga.

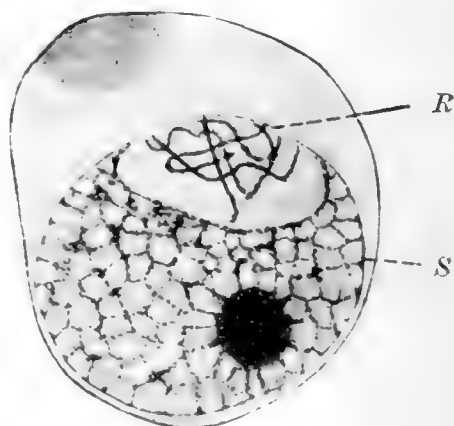


Fig. Gb.

In Uebereinstimmung mit den von anderen Objekten bekannten Verhältnissen darf man wohl annehmen, daß auch bei *Dytiscus* derjenige Teil des Chromatins in die Reifungsteilungen eintreten wird, der die Synapsis durchlaufen hat; das übrige Chromatin dagegen ist wahrscheinlich nur für den Stoffwechsel der heranwachsenden Oocyte von Bedeutung, um dann bei der Auflösung des Oocytenkernes zu Grunde gehen.

Der Differenzierungsprozeß, der bei *Dytiscus* zur Unterscheidung der Oocyte von den Nährzellen führt, zeigt mit dem Zerfall des Chromatins bei *Enteroxenos* mehrere Vergleichspunkte, und es scheint bei genauerer Betrachtung beider Prozesse sicher hervorzugehen, daß auch kein Wesensunterschied zwischen ihnen besteht, sondern daß es nur zwei verschiedene Wege zur Erlangung eines und desselben Zieles sind.

Bei *Dytiscus*, wie auch bei *Enteroxenos* treten die Chromosomen in die betreffenden Zellgenerationen in typischer Anzahl

ein, um sich in den neugebildeten Kernen netzförmig auszubreiten. Am Ende der Ruheperiode geht aber bei beiden Formen nur ein Teil des Chromatins in die Chromosomenbildung über, während das übrige Chromatin schon innerhalb der Kernmembran eine Umbildung erleidet. Die Zahl der Chromosomen wird jedoch durch diese Differenzierung des Chromatins nicht beeinflusst.

In der Prophase der nächstfolgenden Teilung werden in beiden Fällen nur die Chromosomen durch die Zugfasern in die Teilungsfigur hineingezogen, während das umgebildete Chromatin passiv in einen gürtelförmigen Bezirk außerhalb derselben angeordnet wird.

Doch unterscheiden sich beide Arten in Bezug auf das weitere Schicksal des herausdifferenzierten Chromatins. Bei *Dytiscus* wird es zu einer zusammenhängenden Masse verklebt, die zuerst ringförmig um den Aequator der Spindel angeordnet wird, um aber bei der Zellteilung völlig in die eine der beiden Tochterzellen hineinzugehen, ohne eine Teilung zu erleiden. Bei *Enteroxenos* dagegen bleiben die Chromatinbrocken während der ganzen Teilung voneinander getrennt, und nachdem sie in die „Körnchenhülle“ der Teilungsfigur eingeordnet worden sind, werden sie auf beide Tochterzellen verteilt, gleichmäßig oder ungleichmäßig, je nachdem die Zellteilung äqual oder inäqual ausfällt.

Dieser Unterschied steht aber zu einem anderen in engster Beziehung, indem nämlich die besprochene Differenzierung des Chromatins bei beiden Formen in verschiedenen Zellgenerationen vor sich geht. Bei *Dytiscus* geschieht die Differenzierung in den Oogonien, und als Endresultat des durch 4 Zellgenerationen fortgesetzten Differenzierungsprozesses haben wir 16 Zellen vorgefunden, unter denen eine chromatinreiche Oocyte von 15 chromatinarmen Nährzellen zu unterscheiden war. Der ganze Prozeß scheint also eine starke Anhäufung von Chromatin im Oocytenkern zu bezwecken, und dieser Zweck wird eben durch die Verklebung und die einseitige Ueberführung des herausdifferenzierten Chromatins am besten erreicht.

Bei *Enteroxenos* dagegen ist die Anhäufung von Chromatin nicht auf Kosten anderer Zellen geschehen, sondern erst innerhalb der Oocyten-generation selbst durch einfaches Wachstum der Chromosomen; die Chromatindifferenzierung findet hier zum ersten Mal am Ende dieser Generation statt und das weitere Schicksal des herausdifferenzierten Chromatins, das schon seine Rolle ausgespielt hat, ist von keiner Bedeutung für die Oekonomie der Zelle.

Es ist daher auch hier keine Verklebung dieser Chromatinbestandteile nötig, sondern bleibt dem Zerfall überlassen, in welche Tochterzelle die einzelnen Chromatinbrocken hineingelangen werden.

Nachdem ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1904) ausgesprochen hatte, daß der Zerfall des Chromatins bei *Enteroxenos* und vielen anderen Formen als ein der Diminution der *Ascariden* homologer Prozeß anzusehen sei, ist diese Annahme auch durch eigentümliche Verhältnisse bei den männlichen Keimzellen bestätigt worden. In der entsprechenden Zellgeneration nämlich, den *Spermatocyten* I. Ordnung, läßt sich auch ein Zerfall von Chromatin nachweisen (Fig. 168—169), wenn auch in minimalen Mengen, und der ganze Vorgang geht hier in einer der Diminution bei *Asc. lumbricoides* ganz ähnlichen Weise vor sich.

Wie bei diesem Wurm, wo ich früher (1901) die Gelegenheit gehabt habe, den Diminutionsvorgang zu verfolgen, geschieht auch in den *Spermatocyten* bei *Enteroxenos* der Zerfall der Chromosomen erst nach der Auflösung der Kernmembran, und nachdem die Chromosomen in die Teilungsfigur hineingezogen worden sind. Bei der dichten Lage der Chromosomen in diesen Zellen würde es in der Metaphase kaum möglich sein, die Absonderung von Chromatinteilen zu beobachten; in der Anaphase dagegen treten zwischen beiden Tochterplatten die abgeworfenen Chromatinbrocken sehr deutlich hervor.

Wie schon oben erwähnt, läßt sich in der ersten Reifungsteilung das Abwerfen von Chromatinbestandteilen überall konstatieren, während in keiner anderen Generation der männlichen Keimzellen ähnliche Bilder angetroffen werden. Und nach meinen Erfahrungen an *Ascaris lumbricoides* scheint es mir kaum zweifelhaft, daß auch in den *Spermatocyten* von *Enteroxenos* eine Diminution des Chromatins vor sich gehe.

Ueber die Bedeutung der Diminution konnte man, solange sie nur bei den *Ascariden* bekannt war, wohl verschiedene Hypothesen aufstellen; eine auf Beobachtungen begründete Bestätigung oder eine weitere Ausformung derselben war aber kaum zu erwarten.

Bei den *Ascariden* geschieht die Diminution nämlich nicht innerhalb der Keimbahn, sondern erst in den von den Keimbahnzellen abstammenden somatischen Zellen, und es läßt sich hier nicht entscheiden, ob „in den Chromosomenenden, die der Keimbahn reserviert bleiben, ‚Keimplasma‘ zu ersehen ist“, und „in den mittleren Abschnitten ein spezialisiertes ‚somatisches‘ Kern-

plasma“ (BOVERI 1904, p. 97) oder ob „in den Schleifenenden die Bestimmung für die spezifische histologische Ausbildung der Sexualzellen gegeben ist“.

Die bei *Dytiscus* zu Tage tretenden Verhältnisse sprechen aber zu Gunsten der letzteren Annahme. Das Chromatin des Eies wird hier wahrscheinlich ganz gleichmäßig auf die Blastomeren verteilt und die erste Trennung zwischen somatischen Zellen und Propagationszellen ist also nicht auf einen verschiedenen Chromatingehalt zurückzuführen. Erst in den letzten Generationen der Keimbahn und nur im weiblichen Geschlecht wird immer mehr „spezifisches“ Chromatin angesammelt, das aber allem Anschein nach schon vor der Eireifung wieder zu Grunde geht. Das spezifische Chromatin scheint also bei *Dytiscus* in seiner Tätigkeit darauf beschränkt, bei der Entwicklung der weiblichen Keimzellen eine Rolle zu spielen, und bei *Enteroxenos* findet man diese Tätigkeit noch bestimmter begrenzt.

Hier ist die Existenz des spezifischen Chromatins auch wesentlich an die weiblichen Keimzellen gebunden, und zwar an eine bestimmte Generation derselben, die Oocyten I. Ordnung. Innerhalb dieser Zellgeneration ließen sich aber verschiedene Perioden unterscheiden, und es läßt sich mit Sicherheit behaupten, daß das spezifische Chromatin erst nach der vollendeten Konjugation in den Chromosomen angehäuft wird, um wieder vor der ersten Reifungsteilung herausdifferenziert zu werden, daß es also für die Wachstumsperiode, innerhalb welcher die spezifische Differenzierung der Eizelle geschieht, und zwar nur für diese Periode, von Bedeutung ist.

Damit stimmt auch der Unterschied im Verhalten der weiblichen und der männlichen Keimzellen wohl überein. Eine Wachstumsperiode, im eigentlichen Sinne des Wortes, existiert bei den Spermatocyten nicht; nur dauert diese Zellgeneration erheblich länger als die vorhergehenden, und ein kleiner Ueberfluß an Chromatin wird auch hier nach der Konjugation in den Chromosomen gebildet, um wieder bei der ersten Reifungsteilung herausdifferenziert zu werden. Die Menge des abgeworfenen Chromatins ist aber in den Spermatocyten außerordentlich viel kleiner als in den Oocyten, und es wird daher auch mit den Chromosomen in die Teilungsfigur hineingezogen, während in den Oocyten die großen Chromosomen einen zu starken Widerstand üben würden. Die Diminution muß daher hier schon vor dem Beginn der Teilung stattfinden.

Daß die große Chromatinmenge des Oocytenkernes für die spezifische Differenzierung der Eizelle von Bedeutung sei, ist auch schon früher mehrmals gezeigt worden (LUBOSCH 1902, GOLDSCHMIDT 1905). Bei *Enteroxenos* geht es deutlich genug hervor, daß der Zuwachs an Chromatin nicht als die Folge, sondern vielmehr als eine Bedingung der Dotteransammlung anzusehen ist. Das Wachstum des Chromatins beginnt nämlich gleich nach der Konjugation der Chromosomen, zu einer Zeit, wo sich noch keine Vergrößerung des Cytoplasma bemerkbar gemacht hat; und erst mit der netzförmigen Verteilung des Chromatins im Kern treten im Cytoplasma die ersten Dotterkugeln auf. Es scheint also, wie schon in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnt, zwischen Kern und Cytoplasma eine Art Wechselwirkung zu bestehen; zuerst ist die ganze Energie der Zelle darauf gerichtet, den Kern für seine weitere Wirksamkeit vorzubereiten; dann wirkt das neugebildete Chromatin auf das Cytoplasma zurück und bedingt die Möglichkeit seines so außerordentlich starken Wachstums. Sehr wahrscheinlich ist es auch, daß diese Wechselwirkung noch länger fort dauert, und der während der netzförmigen Verteilung vor sich gehende Zuwachs an Chromatin mag wieder als eine Rückwirkung des Cytoplasma auf den Kern anzusehen sein.

Bei *Enteroxenos* sowie auch bei *Dytiscus* scheint also das bei der Diminution herausdifferenzierte Chromatin unbedingt „für die spezifisch histologische Ausbildung der Sexualzellen“ (BOVERI 1904) seine Bedeutung zu haben, und verschiedene Tatsachen deuten darauf hin, daß die Diminution auch bei den Ascariden in ähnlicher Weise aufzufassen ist¹⁾.

In einem früheren Abschnitt wurde gezeigt, daß ein „Wachstumskern“, wie bei *Enteroxenos*, so auch bei den meisten anderen Tierformen für die Oocyte I charakteristisch scheint, und auch eine Diminution des Wachstumschromatins scheint in der einen oder anderen Form sehr allgemein vorzukommen.

Auffallend ist es daher, daß gerade bei *Ascaris*, wo die Diminution erst in den somatischen Zellen geschieht, auch das Verhalten der Oocytenkerne ein eigentümliches ist. Hier scheint nämlich — soweit aus der Literatur ersichtlich — kein ungewöhnlich

1) BOVERI hat schon (1904, p. 97 Anm.) als eine Möglichkeit erwähnt, daß „in den Enden der Urchromosomen der Ascariden die Bedingungen für die Schalenbildung enthalten sein könnten, und daß sich ein entsprechendes Vermögen im männlichen Geschlecht in dem lichtbrechenden Körper der Spermien äußert“.

starkes Wachstum des Chromatins stattzufinden, und nach vollendeter Konjugation der Chromosomen scheinen die Doppelfädchen (oder Vierergruppen) als solche bestehen zu bleiben, bis sie in die erste Reifungsteilung eintreten.

Diese beiden Eigentümlichkeiten der Ascariden stehen wahrscheinlich in ursächlichem Zusammenhang. Innerhalb der Keimbahn geschieht hier überhaupt keine Diminution; das „spezifische Chromatin der Keimzellen wird also von einer Generation auf die nächste vererbt, und eine Anhäufung oder Neubildung von Chromatin im Oocytenkern würde daher überflüssig sein“¹⁾.

Aus den eigentümlichen Diminutionsverhältnissen der Ascariden folgt weiter, daß hier das spezifische Chromatin den männlichen Keimzellen in gleichem Maße zukommt wie den weiblichen, während dies weder bei *Dytiscus* noch bei *Enteroxenos* der Fall ist. — Sollte es vielleicht damit in Zusammenhang stehen, daß die Spermien eben bei den Ascariden eine außergewöhnliche Größe zeigen?

Zuletzt möchte ich noch mit einigen Worten die Frage nach der Natur des spezifischen Chromatins der Keimzellen berühren. Ist für die Differenzierung dieser Zellen nur eine bestimmte Quantität des Chromatins nötig? Oder muß dies Chromatin auch spezifische Qualitäten repräsentieren?

Diese Fragen lassen sich, glaube ich, nicht generell beantworten. In einigen Fällen, wo die Differenzierung der Oocyte wesentlich nur in Wachstum und in der Dotterbildung besteht, mag wohl eine gewisse Quantität des Chromatins genügen, um ihre Ausbildung zu sichern. Wenn aber im Cytoplasma während des Wachstums auch eine mehr intime Differenzierung seiner Bestandteile etabliert werden soll, sind wahrscheinlich auch im Chromatin spezifische Qualitäten vorhanden, um diese Differenzierung einzuleiten.

Enteroxenos und *Ascaris* bilden in dieser Beziehung zwei Extreme. Bei *Enteroxenos* zeigt die Eizelle einen sehr einfachen Bau; Eihäute oder Schalen werden von derselben nicht

1) Auch bei einer anderen Tiergruppe, den Copepoden, scheint nach den Untersuchungen von HÄCKER (1894—97) die Oocyte einen typischen Wachstumskern zu entbehren; aber auch hier sind die Zellen der Keimbahn durch den Besitz eigentümlicher Umbildungsprodukte des Chromatins, die „Außenkörnchen“, vor den somatischen Zellen ausgezeichnet. In welchem Verhältnis diese Körnchen zu dem diminuierten Chromatin stehen, läßt sich jedoch noch nicht entscheiden.

ausgeschieden, und auch die Furchung des Eies scheint mehr durch die Lage der Dotterkugeln bestimmt zu werden, als durch irgend eine innere Differenzierung der Eizelle. Ich bin daher geneigt, dem „Wachstumschromatin“ des *Enteroxenos* eine rein quantitative Bedeutung beizulegen. Daraufhin deutet seine rasche Anhäufung nicht nur im Kern der Oocyte, sondern auch in den Vorkernen und den Kernen der Makromeren, mit Diminution vor jeder Teilung; wenn auch vielleicht in der Oocyte gewisse Qualitäten erforderlich sein könnten, so ist dies in Bezug auf die Blastomeren nicht anzunehmen. Die Dotterbildung war ja schon vor der Reifung des Eies beendet, und wenn in den Vorkernen wieder überschüssiges Chromatin gebildet wurde, so scheint dies nur durch eine Rückwirkung des Cytoplasmas — als Ausdruck der relativen Größenverhältnisse zwischen Kern und Cytoplasma — erklärt werden zu können. Auch das Vorkommen von überschüssigem Chromatin in den Spermatocyten, wo es absolut keine Rolle zu spielen scheint, deutet darauf hin, daß es sich hier nicht um eine Neubildung von Qualitäten handelt, sondern vielmehr um einfaches Wachstum der Chromatinsubstanz.

Bei den *Ascariden* dagegen ist die Eizelle, trotz ihres anscheinend so einfachen Baues, wahrscheinlich hoch differenziert; dies geht sowohl aus der Schalenbildung, wie auch besonders aus ihrem eigentümlichen Furchungsmodus hervor. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß in den Chromosomenenden der *Ascariden*, die durch die ganze Keimbahn von Generation zu Generation bewahrt werden, auch spezifische Qualitäten ihren Sitz haben.

Wenn aber auch das spezifische Chromatin der Keimzellen bei gewissen Tierformen als Qualitätenträger betrachtet werden muß, so wird doch ein Vergleich der männlichen mit den weiblichen Keimzellen bei *Enteroxenos* zeigen, daß die Quantität des Chromatins für die äußere Form der Diminution entscheidend ist.

D. Das Verhalten der Chromosomen.

In einer vorläufigen Mitteilung (1905) habe ich schon über das Verhalten der Chromosomen bei den Reifungsteilungen eine kurze Uebersicht gegeben, und ohne daß ich seit der Zeit neue Untersuchungen vorgenommen hätte, werde ich hier die dabei in Betracht kommenden Fragen eingehender erörtern.

Obwohl ich meine Untersuchung an den männlichen Keimzellen angefangen hatte, habe ich doch bald, aus verschiedenen

Gründen, vorgezogen, das Hauptgewicht auf die Bilder der Oocyten zu legen.

Ein Nachteil der Oocyten, den Spermatocyten gegenüber, besteht zwar darin, daß es kaum möglich ist, während der langen Wachstumsperiode die einzelnen Chromosomen zu verfolgen. Die Kontinuität der Chromatinfädchen und auch ihre Doppelheit läßt sich wohl durch alle Stadien dieser Periode verfolgen; aber die Formverhältnisse der Chromosomen sind im Wachstumskern so verändert, und ihre Rekonstruktion geschieht am Ende der Wachstumsperiode so rasch, daß an dieser Stelle eine Lücke in der Reihe der sicheren Beobachtungen kaum zu vermeiden ist.

Doch bietet auf der anderen Seite die Existenz eines Wachstumskerns mit netzförmig verteiltem Chromatin einen sehr wesentlichen Vorteil für die Untersuchung; es werden nämlich dadurch die Stadien der Postsynapsis von denjenigen der Prophase scharf getrennt, was für eine richtige Beurteilung der verschiedenen in diesen beiden Perioden vorkommenden Chromosomenformen von großer Bedeutung ist.

Und während der beiden Teilungen selbst liegen die Verhältnisse bei den Oocyten weit günstiger als bei den Spermatocyten. Die Chromosomen haben zwar in beiden dieselbe Größe und Form, aber sie werden in den großen Teilungsfiguren der Oocyten so weit auseinander gespreizt, daß sie sich verhältnismäßig leicht einzeln beobachten lassen (Fig. 126 u. 129), während sie in den Spermatocyten dicht aneinander liegen (Fig. 152, 167). Auch das eigentümliche Verhalten der Chromosomen in den Polocyten trägt dazu bei, den weiblichen Keimzellen den Vorzug zu geben.

Das für die Abbildungen der Taf. XXII zu Grunde liegende Material ist mit ZENKERScher Flüssigkeit fixiert worden; doch habe ich hier, wie auf allen Stadien, zur Kontrolle auch HERMANN-Material benutzt, das sich aber wegen der großen Härte der Dotterkugeln nur sehr schlecht schneiden läßt (Fig. 147—150 sind nach diesem Material gezeichnet). Dieselben Chromosomenformen kommen nach beiden Methoden zum Vorschein, doch sind die Bilder des ZENKER-Materiales die schärfsten.

Dieser Unterschied in der Schärfe der Bilder mag wohl zum Teil darin liegen, daß die Chromatinsubstanz nach ZENKER-Fixation etwas mehr kontrahiert erscheint als nach HERMANN-Fixation, wenn auch nicht so viel, daß die Größe der Chromosomen dadurch beeinflußt worden ist. Wenn aber auch die Bilder der Chromosomen sich

durch diese Kontraktion etwas von denjenigen der lebenden Zellen unterscheiden, so sind doch keineswegs ihre eigentümlichen Formverhältnisse als zufällige Kunstprodukte zu betrachten. Dies geht aus einer Betrachtung der Anaphasenbilder deutlich hervor (Fig. 129). Während nämlich innerhalb einer Tochterplatte die Chromosomenformen sehr voneinander differieren, so zeigt sich immer zwischen je zwei Schwesterchromosomen eine auffallende Ähnlichkeit, und dies läßt sich nur so erklären, daß bei der Kontraktion gewisse Strukturen, die schon im lebenden Material vorhanden waren, deutlicher zu Tage treten.

Wie in der vorläufigen Mitteilung schon erwähnt, habe ich eine große Menge möglichst genauer Camerazeichnungen von Chromosomen aller Stadien der Reifungsteilungen ausgeführt, von denen die auf Taf. XXII zusammengestellten nur eine kleine Auswahl bilden. Ein Teil der letzteren wurde zuerst in der vorläufigen Mitteilung als Textfiguren reproduziert, doch leider so schwarz ausgeführt, daß die verschiedenen Strukturen der Chromosomen kaum sichtbar waren. Ich habe sie daher wieder für diese Abhandlung kopieren lassen. Durch diese zweimalige Reproduktion haben zwar die Abbildungen einige kleine Änderungen in ihrer äußeren Form erlitten; aber ich kann nach genauer Prüfung aller Zeichnungen dafür einstehen, daß sich keine Ungenauigkeit der Figuren eingeschlichen hat, die für unsere Auffassung des Verhaltens der Chromosomen während der Reifungsteilungen von Belang sein könnte.

Erste Reifungsteilung. Es wurde oben gezeigt, wie bei der letzten Teilung der Oogonien 34 Chromosomen in jede Tochterzelle, Oocyte I, hineintraten, unter denen 8 große und 8 sehr kleine sich jederseits von den 18 mittleren unterscheiden ließen. Wir haben auch die paarweise Konjugation dieser Chromosomen, ihr starkes Wachstum, die netzförmige Ausbreitung derselben im Wachstums-kern und endlich ihre Diminution am Ende der Wachstumsperiode verfolgt. Wir verließen sie auf einem Stadium, wo die Kernmembran noch nicht völlig aufgelöst war, und wo sie gegen den blassen Hintergrund der Zerfallsprodukte des Chromatins deutlich hervortraten (Fig. 50—51 u. 57).

Die Doppelheit der Chromatinfädchen, die während der langen Wachstumsperiode nicht überall nachweisbar war, tritt auf diesem Stadium wieder deutlich hervor (Fig. 50, 51) und die Fädchen geben mit ihren feinen seitlichen Ausläufern ein sehr zierliches

Bild: Eine Anzahl dieser Doppelfädchen sind immer noch um den Chromatinknoten gruppiert (Fig. 50, 57); sonst treten sie auch über der ganzen Kernoberfläche zerstreut auf.

Bald nach dem Verschwinden des Nucleolus kontrahieren sich die Chromosomen; ihre seitlichen Ausläufer werden eingezogen und die beiden Komponenten der Doppelfädchen werden durch eine, von Eisenhämatoxylin hellgrau gefärbte, Zwischensubstanz dicht miteinander verbunden (Fig. 57, 121 a u. b). Die im Chromatinknoten verbundenen Fädchen fangen an selbständig zu werden und bald findet man innerhalb der Kernmembran eine auf diesem Stadium noch schwer bestimmbare Anzahl getrennter Chromosomen vor (Fig. 58—59, 121 c).

Die Form dieser Chromosomen scheint durch den Zug der Lininfasern sehr stark beeinflusst. Die Doppelfädchen sind im unberührten Kern durch zahlreiche Lininfäden in dem Kerngerüst fixiert und dadurch auch unter sich verbunden. Die Lininfäden des Gerüsts werden aber bei der Auflösung der Kernmembran auf die beiden Centrosomen gerichtet und auch die zwischen den einzelnen Chromosomen in dem großen Wachstumskern stramm ausgespannt gewesenen Lininfäden scheinen sich jetzt stark zu kontrahieren.

Jedes Chromosom ist daher einem allseitigen Zug der Lininfäserchen ausgesetzt, und da die Zwischensubstanz augenscheinlich sehr dehnbar ist, können die Chromosomen dieser Stadien die bizarrsten Formen annehmen, die sich nur mit der größten Vorsicht deuten lassen.

Die Einstellung und Streckung der Liningerüstfäden bei ihrer Umbildung zu Zugfasern ist schon oben beschrieben worden. Sehr schwierig ist es aber zu ermitteln, in welcher Weise bei diesem Vorgang eine richtige Einstellung der Chromosomen gesichert wird, so daß jede Spalthälfte derselben immer nur mit dem einen Centrosoma in Verbindung bleibt.

Eine Lösung dieser Frage habe ich auch nicht erreichen können, da auf diesem Stadium eine Verfolgung der Lininfäden längere Strecken hindurch nur selten möglich ist. Doch habe ich zuweilen Bilder angetroffen, die vielleicht einen Beitrag dazu liefern könnten. Ein solches ist in Fig. 123 b dargestellt. Die eigentümliche Form dieses Chromosoma wird später näher besprochen, hier interessiert uns zunächst nur die Befestigung der Lininfäden auf demselben, und besonders der kurzen Faser, die oben links heraustritt und die das Chromosoma mit einer längs-

verlaufenden, in die Verbindungslinie beider Centrosomen schon eingestellten Zugfaser verbindet. Das Chromosoma wird sich, wie später erörtert werden soll, wahrscheinlich der Fläche nach teilen, und wenn dabei auch dieser kurze Lininfaden seiner Länge nach gespalten würde, dann wäre auch die Verbindung jedes Tochterchromosoma mit je einem Centrosoma an dieser Stelle hergestellt.

Wenn aber auch diese Figur das typische Verhalten wiedergäbe, was ich noch nicht behaupten darf, so wäre doch damit keine Erklärung für die bekannte Tatsache gegeben, daß sämtliche auf einem Tochterchromosoma befestigten Zugfasern alle nur zu dem einen Centrosoma in Beziehung stehen. Ohne Hilfe der zuerst von BOVERI (1888) ausgesprochenen Voraussetzung, daß (p. 99) „jedes in einem Mutterelement vorbereitete Tochterelement nur den Fädchen eines einzigen Pols sich anzuheften gestattet“ und daß „diese Verbindung dem betreffenden Pol die Anheftung an den zugehörigen Schwesterfaden unmöglich macht“, läßt sich, auch bei einer Entstehung der Zugfasern aus dem Liningerüst des Kernes, die gesetzmäßige Einstellung der Chromosomen in der Spindel nicht erklären.

Durch das allseitige Austreten der Lininfasern aus den Chromosomen wird eine Deutung der Prophasenbilder sehr erschwert, und noch mehr, weil es oft nicht möglich ist, mit Sicherheit zu entscheiden, wo die Fasern auf dem Chromosoma befestigt sind, ob an der Stelle, wo sie anscheinend an dasselbe herantreten, oder ob sie noch quer über das Chromosoma hin sich fortsetzen und auf seiner entgegengesetzten Seite befestigt sind.

Nach dem obigen ist in dem Verhalten der Lininfasern keine sichere Grundlage für eine Deutung der Chromosomenformen zu finden, und es bleibt daher nichts anderes übrig, als die Chromosomen selbst zu betrachten und ihr Verhalten in den verschiedenen Phasen beider Reifungsteilungen möglichst genau zu konstatieren.

In vielen Fällen habe ich gefunden, daß 17 Chromosomen in die erste Reifungsteilung hineintreten (Fig. 126–128). Obgleich meistens alle Uebergänge von den größten zu den kleinsten Chromosomen vorhanden sind, so lassen sich doch als Durchschnitt einer großen Anzahl von Zählungen auf der einen Seite 4 große (1–4) und auf der anderen 4 ganz kleine Chromosomen (13–17) von den 9 mittleren unterscheiden; eine Gruppierung, die derjenigen der Oogonien genau entspricht, indem hier jederseits 8 große und 8 kleine Chromosomen von den 18 mittleren zu unterscheiden waren. Es bestätigt sich also auch hier bei *Enteroxenos* der zu-

erst von MONTGOMERY (1901b, 1904a) ausgesprochene Satz, daß in der Synapsis, zwischen je 2 homologen Chromosomen, von denen das eine väterlicher und das andere mütterlicher Herkunft sei, eine Konjugation geschehe.

Die Form der einzelnen Chromosomen ist, wie aus den Pro- und Metaphasenbildern (Fig. 126—128) hervorgeht, keineswegs konstant. Das größte Chromosom (1) zeigt in jeder Abbildung eine andere Form, und dasselbe scheint auch mit den übrigen Chromosomen der Fall zu sein, obwohl sich unter diesen kaum mit Sicherheit ein bestimmtes Chromosoma in den verschiedenen Zellen wiederfinden läßt.

Wie sind nun die verschiedenen Chromosomen zu deuten? Und inwieweit lassen sich aus denselben Schlüsse auf die Natur der Reifungsteilungen ziehen?

Um die erste Frage beantworten zu können, habe ich in einer großen Menge von Zellen das Verhalten des größten Chromosoma genau untersucht und abgebildet, und in Fig. 122—125 sind einige dieser Chromosomenbilder reproduziert¹⁾. Ueberall, wo es mir möglich war, habe ich hier auch die Zugfasern eingezeichnet; doch ist die Verfolgung derselben mit so vielen Schwierigkeiten verbunden, daß ich nie behaupten darf, sämtliche Fasern mitgenommen zu haben, die auf einem bestimmten Chromosoma befestigt waren. Alle Chromosomen sind aus Stadien, wie dem in Fig. 60 abgebildeten, genommen, und ihre Stellung ist auf eine aufrecht stehende Spindel zurückzuführen.

Aus einem Vergleich dieser Abbildungen eines und desselben Chromosoma geht zur Genüge hervor, daß seine Form keine feste ist, sondern daß sie in hohem Grade von dem Zug der Lininfasern beeinflußt wird. Besonders auffallend ist diese Zugwirkung in den beiden in Fig. 123a und b abgebildeten Chromosomen, die zu großen plattenförmigen Gebilden ausgezogen sind; dasselbe ist mit dem Chromosoma 1 der Fig. 126 der Fall.

Meistens ist auf diesem Stadium eine Längsspalte in dem Chromosoma sichtbar, und zuerst stellt sich nun die Frage, wie diese Spalte zu deuten sei, ob sie mit der auf früheren Stadien (Fig. 121) vorhandenen Längsspalte der Doppelfädchen identisch

1) Fig. 122f und 124c repräsentieren nicht das größte Chromosoma der betreffenden Zellen, sondern jedesmal nur eines der 4 großen.

sei, oder mit der zukünftigen Teilungsebene des Chromosoma, oder ob vielleicht diese beiden miteinander zusammenfallen.

Könnte die letzte Frage, wenn auch nur bei einem einzigen Chromosoma, mit Sicherheit bejahend beantwortet werden, so würde damit auch die Existenz einer Reduktionsteilung bei dieser Art bewiesen sein, indem dann, wie es besonders von A. und K. E. SCHREINER (1904, 05) behauptet wird, die beiden in der Synapsis parallel konjugierten Chromosomen sich bei der ersten Reifungsteilung trennen würden.

Die erwähnten Autoren sagen jedoch selbst (1905, p. 261), daß es ihnen „leider nicht gelungen (ist)“, für ihre Auffassung „den absolut sicheren Beweis zu führen“. Und ich glaube in der Tat, daß sich der Beweis für oder gegen die Existenz einer Reduktionsteilung aus einer Betrachtung dieser Teilungsphase allein kaum entnehmen läßt. Die Untersuchung dieser Stadien der Prophase bietet so viele Schwierigkeiten, daß eine rein objektive Deutung der hier vorkommenden Bilder kaum möglich ist.

Beim ersten Anblick würde wohl z. B. der Schluß berechtigt erscheinen, daß die Längsspalte der Chromosomen a, d der Fig. 122 mit derjenigen der Doppelfädchen in Fig. 121 identisch sei, aber auch, was aus dem Verlauf der Zugfasern hervorzugehen scheint, daß die Trennung der Tochterchromosomen längs dieser Spalte geschehen würde, und also die konjugierten Chromosomen in der ersten Reifungsteilung wieder auseinanderweichen.

Wenn aber auch Formen, wie Fig. 122 e und f, in Betracht genommen werden, dann scheint die Sache nicht mehr so einfach. Auch hier ist in beiden Fällen eine Längsspalte vorhanden; aber es scheint nach dem Verhalten der Zugfasern kaum möglich, daß diese Spalte als die Trennungsebene der Tochterchromosomen dienen werde. Und noch mehr wird man beim Anblick von Chromosomen, wie Fig. 123 a und b, zur Vorsicht gewarnt.

In Fig. 123 a ist das Chromosoma in ähnlicher Weise gestellt, wie in Fig. 122 f, mit seiner Längsspalte der Spindel entlang. Und die Teilung geschieht hier nicht im Plan dieser Spalte, sondern der Fläche des Chromosoma nach, so daß beide Tochterchromosomen dieselbe Form und auch dieselbe Doppelheit aufweisen wie früher das Mutterchromosom.

Wie ist nun der Gegensatz zu erklären zwischen diesem Chromosom und den früher besprochenen, deren Längsspalte als Teilungsebene zu dienen schien? Bei genauerer Prüfung zeigt es sich, daß die für die erwähnten Chromosomen der

Fig. 122 gegebene Deutung nicht die einzige ist. Es läßt sich nämlich hier die Möglichkeit nicht ausschließen, daß diese Chromosomen schon in Teilung begriffen sind, d. h. daß die Tochterchromosomen, die sich früher deckten, schon auseinandergezogen sind und sich nur noch mit ihrer einen Kante berühren. Die Teilung wäre dann auch hier der Fläche der Chromosomen nach geschehen, und die Längsspalten der Bilder würden wohl der Teilungsebene angehören, wären aber nicht als die Spalten zwischen den konjugierten Chromosomen zu betrachten. Ich glaube in der Tat, daß diese Deutung die richtige ist, und damit wäre der Gegensatz zwischen den Bildern der Fig. 122 und der Fig. 123 beseitigt.

In Fig. 123 b ist eine sehr eigentümliche Chromosomenform abgebildet, die sich nur vermutungsweise deuten läßt. Sie mag aus einer Form, wie der in Fig. 122 b abgebildeten, durch Streckung der elastischen Zwischensubstanz, entstanden sein. Schon in Fig. 122 b ist der obere Chromatinfaden, durch den Zug der Spindelfasern, auf der Mitte in 2 Zipfel ausgezogen, und eine Verstärkung dieses Zuges würde eben ein Bild wie Fig. 123 b hervorbringen. Auch bei diesem Chromosoma scheint die Teilung nur der Fläche nach geschehen zu können.

Zuweilen kommen auf diesem Stadium auch Chromosomen vor, die eine doppelte Längsspaltung zeigen, wie die „Vierergruppen“ bei *Ascaris* (Fig. 124). Als sicher ist es wohl zu betrachten, daß in diesen Fällen die eine Spalte die Konjugationsebene bezeichnet, die andere einen Teilungsplan der Doppelchromosomen, und in vielen Fällen läßt sich auch aus dem Verhalten der Zwischensubstanz die Bedeutung der einzelnen Spalten entscheiden.

Die Zwischensubstanz ist, wie aus vielen Bildern hervorgeht, außerordentlich dehnbar (Fig. 122 f, 123 a, b, 126 1); Fig. 123 a zeigt aber, daß bei der Teilung des Mutterchromosoma auch die Zwischensubstanz geteilt wird, so daß zwischen beiden Tochterchromosomen schon bei geringer Entfernung derselben eine klaffende Spalte entsteht. Wenn daher die Chromosomen der Prophase eine Längsspalte zeigen, die deutlich mit Zwischensubstanz ausgefüllt ist, dann läßt sich, glaube ich, diese Spalte direkt auf die Konjugationsebene der Doppelfädchen zurückverfolgen, und sie hat auf der anderen Seite mit der Teilungsebene der ersten Reifungsteilung nichts zu tun. Eine klaffende Spalte dagegen repräsentiert diesen Teilungsplan. So wird z. B. bei dem großen, in Fig. 126 1 dargestellten Chromosoma die Teilung wahrscheinlich nicht zwischen

den beiden, weit voneinander entfernten chromatischen Doppelstäbchen geschehen, sondern in dem durch die feine seitliche Spalte bezeichneten Plan. In den beiden in Fig. 124 b und c abgebildeten Chromosomen wäre dagegen die Konjugationsebene in den feinen Spalten der Teilhälften zu ersehen, und die weitklaffenden Spalten würden den Teilungsplan der ersten Reifungsteilung repräsentieren. Das dritte Chromosom (Fig. 124 a) endlich läßt sein weiteres Schicksal nicht erraten, da die 4 Stäbchen des Chromosoma einander noch zu dicht anliegen.

Wenn ich in meiner Auffassung der Zwischensubstanz recht habe, so folgt also aus Bildern, wie Fig. 123 a und 124 c, daß die Konjugationsebene der Doppelchromosomen nicht mit dem Teilungsplan der ersten Reifungsteilung zusammenfällt, oder mit anderen Worten, daß die erste Reifungsteilung keine Reduktionsteilung ist.

Wie wir sehen werden, wird diese Anschauung durch eine Betrachtung der späteren Teilungsphasen auch gestützt.

Nur während der Prophase scheinen die Chromosomen so voluminös zu sein, wie die bis jetzt betrachteten. In der Metaphase zeigen sie immer eine mehr gedrungene Form, und ich habe schon in der vorläufigen Mitteilung erwähnt, daß diese Formänderung nicht nur durch Kontraktion geschieht, sondern auch, wie aus Fig. 125 a—b hervorgeht, durch eine Faltung der zuvor bandförmigen Chromosomen. Eine solche Faltung läßt sich als eine direkte Folge des Faserzuges erklären, indem die zuerst weit auseinandergespreizten Zugfasern sich allmählich möglichst dicht um die Stelle des kürzesten Abstandes zwischen Centrosom und Chromosoma gruppieren.

In der Metaphase der ersten Reifungsteilung werden die verschiedensten Chromosomenformen angetroffen: Tetraden, Dreiecke, 6—8-seitige Polygonen, Kreuze, Stäbchen und stundenglasförmig eingeschnürte Chromosomen. Die stark dehnbare Zwischensubstanz macht sich auch hier geltend, und durch ihre Streckung können Chromosomen, die ursprünglich von ähnlicher Form waren, in der verschiedensten Weise verändert werden. Es würde sich daher auch kaum lohnen, diese Mannigfaltigkeit der Form genau zu analysieren, oder in ihnen den Schlüssel zu einer Lösung der Reifungsfragen zu suchen. Nur einige Beispiele der am häufigsten auftretenden Formen möchte ich hier erwähnen.

Die T e t r a d e n, die in der früheren Reifungsliteratur eine so große Rolle gespielt haben, deren Bedeutung aber durch

spätere Arbeiten (CONKLIN 1902, MEVES 1903) verringert worden ist, sind auch bei *Enteroxenos* für die Beantwortung einer Frage über die Natur der Reifungsteilungen völlig bedeutungslos. Die Chromosomen 1—6 der Fig. 127 wären alle, wenn sie nur von der richtigen Seite gesehen würden, als typische „Tetraden“ anzusehen. Ein Vergleich zwischen den erwähnten Abbildungen zeigt jedoch, daß diese „Tetraden“ keineswegs mit den zweimal längsgespaltenen Chromosomen der Prophase identisch sind, sondern kubische oder keilförmige Gebilde, die ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten, je nach ihrer Stellung in der Äquatorialplatte. Ihre Zwischensubstanz, die gewöhnlich das helle Kreuz der „Tetraden“ bildet, kann entweder stark gespannt erscheinen (Fig. 127 2) oder andererseits so wenig hervortreten, daß die eine oder beide Furchen der Tetraden ganz unsichtbar werden. Die Tetraden sind, wie viele andere Chromosomenformen, als ein Produkt der Zusammenfaltung der Chromosomen anzusehen, als eine Art „Verpackung“, bei welcher die Zwischensubstanz als Kittmasse Dienst leistet. Das Chromosoma 1 der Fig. 127 ist halb von der Seite gesehen; es scheint im Begriff zu sein, sich in zwei viereckige Platten zu teilen. Daß die Teilung auch wirklich in dieser Weise geschieht, geht aus den Anaphasenbildern, Fig. 130a—b hervor; die Tochterchromosomen, die hier abgebildet sind, zeigen sich, von der Fläche gesehen, dem Mutterchromosoma sowohl in Größe als in Form ganz ähnlich. Man kann also nicht im voraus wissen, ob eine „Tetrade“ sich längs der einen oder längs der anderen Furche teilen wird, oder vielleicht gar der Fläche nach.

Eigentümlich sind die tief eingeschnürten Chromosomen (Fig. 127 8), die oft den Eindruck machen, als ob sie schon in Teilung begriffen wären, oder auch als ob sie durch Verbindung von zwei benachbarten Chromosomen entstanden seien. In vielen Fällen habe ich jedoch durch Zählung konstatieren können, daß das letztere nicht der Fall ist; die Bilder der Anaphase zeigen auch, daß die Einschnürung mit der Teilungsebene nichts zu tun hat, sondern daß diese Chromosomen, wie die übrigen, der Fläche nach geteilt werden (Fig. 130d—e).

Die vielen polygonalen Chromosomen der Metaphase (Fig. 128 3) lassen sich erst in Verbindung mit den späteren Stadien deuten; ich werde daher weiter unten auf sie zurückkommen.

Die Bilder der Anaphase zeichnen sich durch die auf-

fallende Aehnlichkeit je zweier Schwesterchromosomen aus, während innerhalb einer Tochterplatte dieselbe Variation in Form und Größe der Chromosomen vorhanden ist, wie früher in der Aequatorialplatte (Fig. 129—130).

Die Tochterchromosomen bleiben bei ihrer Entfernung noch lange mittelst der Verbindungsfasern unter sich verbunden (Fig. 130 a—f). Wie diese Fasern entstehen, ist schwer zu ermitteln; ihre Anzahl wechselt nach der Größe und Form der Chromosomen, und wahrscheinlich werden sie aus der achromatischen Substanz derselben gebildet. Ihr ganzes Verhalten während der späteren Anaphase scheint darauf hinzudeuten, daß sich die Verbindungsfasern wohl zu langen, dünnen Fädchen ausziehen lassen, daß sie sich aber nicht wieder kontrahieren können. Daher zeigen sie auch, wenn die Spannung der Zentralspindel aufhört, einen stark geschlängelten Verlauf (Fig. 140).

Wie erwähnt, werden in den Tochterplatten dieselben Chromosomen wiedergefunden, die schon während der Metaphase vorhanden waren, nur sind die Chromosomen entsprechend kleiner. Auch hier haben wir also die verschiedenen Strukturen als eine Art „Verpackung“ der ursprünglich bandförmigen Chromosomen zu betrachten; sie erlauben daher meistens keine Rückschlüsse auf die Art der eben passierten Teilung.

Doch kommen zuweilen Fälle vor, wo die Chromosomen ohne Verpackung die Metaphase passieren; wir können dann noch in der Anaphase fadenförmige Tochterchromosomen vorfinden. In Fig. 130c sind zwei solche Chromosomen abgebildet, die einer und derselben Zelle angehören; durch Zeichnen aller in dieser Teilungsfigur vorhandenen Chromosomen und durch genaue Prüfung ihres gegenseitigen Verhaltens habe ich gefunden, daß beide Chromosomen in Teilung begriffen sind, und daß die endliche Trennung der Tochterchromosomen an den mit * bezeichneten Stellen zu erwarten ist. Die oberen Hälften beider Bogen repräsentieren je ein Tochterchromosoma, die unteren die beiden anderen, und die zwischen beiden Hälften ausgespannten Fädchen sind die Verbindungsfasern. Man sieht hier deutlich, wie die Tochterchromosomen der Länge nach gespalten sind, und diese Spalte ist, wie oben erörtert, auf die Konjugationsebene der ursprünglichen Doppelchromosomen zurückzuführen.

Aehnliche, nicht gespaltene Chromosomen kann man auch zuweilen in den schon getrennten Tochterplatten vorfinden.

Ruhestadium. Zwischen beiden Reifungsteilungen der Oogenese wird bei *Enteroxenos* keine Kernvakuole gebildet; aber die Chromosomen selbst treten doch in ein Ruhestadium ein. Sie werden sozusagen aus ihrer gezwungenen Stellung während der Zusammenfaltung losgelassen, indem ihre Zwischensubstanz, die wie eine Kittmasse gewirkt hatte, aufgelöst wird (Fig. 131—135).

Dieses Ruhestadium ist bei einer Deutung der Reifungsteilungen von großem Interesse, um so mehr, als es nur selten ein Gegenstand genauerer Untersuchungen gewesen ist. In der Eizelle (Oocyte II) wird die plattenförmige Anordnung der Chromosomen von der einen Teilung bis zur nächsten beibehalten (Fig. 131—132); in der Polocyte dagegen werden die Chromosomen über einen relativ großen sphärischen Raum zerstreut und lassen sich daher hier am leichtesten beobachten. Auch dauert in der Polocyte das Ruhestadium bedeutend länger als im Ei (Fig. 67, 133—135).

Alle Chromosomen werden in der Telophase länger und schlanker als zuvor, indem sie wieder die bandförmige Gestalt annehmen, die sie vor ihrem Eintritt in die Reifungsteilung hatten. Ueberall ist eine Doppelheit der Chromosomen sichtbar, und nach der Auflösung der Zwischensubstanz sieht man oft die beiden Komponenten der Doppelchromosomen erheblich auseinanderweichen (Fig. 134 *), wie es auch früher im unberührten Keimbläschen oft der Fall war.

Es wird von Interesse sein, einzelne der aus der ersten Reifungsteilung bekannten Chromosomentypen durch das Ruhestadium hindurch zu verfolgen, um die Kontinuität der in beiden Reifungsteilungen auftretenden Bilder festzustellen.

Die Tetraden der ersten Teilung lösen sich während des Ruhestadiums in zweierlei verschiedene Bildungen auf, entweder in kürzere Doppelstäbchen mit verdickten Enden (Fig. 132 a) oder in quadratische Rahmen (Fig. 132 b, 134, 135), deren Ecken stark hervortreten. Bei günstiger Lage dieser Rahmen (Fig. 135) tritt ihre Zusammensetzung deutlich hervor; sie sind durch Verschmelzung beider Enden eines Doppelfadens entstanden, so daß sie in der Tat aus zwei dünnen Rahmen bestehen, die so aufeinander gelegt sind, daß sie sich völlig decken.

Stundenglasförmig eingeschnürte Chromosomen sind auch durch Faltung von Doppelfädchen entstanden, und zwar von längeren Fädchen, bei denen nicht beide Enden verschmolzen sind, sondern wo sich vielmehr das eine Ende des Fädchens an die Mitte desselben angelegt hat (Fig. 132 c), oder auch wo beide

Enden eines Doppelfädchens eine längere Strecke parallel verlaufen (Fig. 131 d).

Die Tetraden und die eingeschnürten Chromosomen kommen bei der zweiten Reifungsteilung wieder vor, die ersteren besonders häufig. (Fig. 137—138 zeigen die Chromosomen der Pro- und Metaphase der zweiten Teilung.) Ihre Genese braucht hier keine andere Erklärung als eine abermalige Kontraktion der Chromosomen des Ruhestadiums mit neuer Aufnahme von Zwischensubstanz.

Bei der ersten Teilung waren auch die großen plattenförmigen Chromosomen auffallend, in denen zwei chromatistische Doppelstäbchen durch eine breite Platte von Zwischensubstanz getrennt waren (Fig. 126 1). Ganz ähnliche Bilder kommen auch wieder bei der zweiten Teilung vor (Fig. 137 1). In den Ruhestadien dagegen habe ich entsprechende Formen nie gefunden.

Das ist aber in der Tat nichts Befremdliches. Das Eigentümliche bei diesen Chromosomen liegt ja nicht in der Anordnung der Chromatinsubstanz, sondern vielmehr in der weit ausgedehnten Zwischensubstanz, und eben diese ist auf dem Ruhestadium nicht nachweisbar. Wenn aber die Zwischensubstanz unter allmählicher Annäherung der Chromatinstäbchen aufgelöst worden ist, wird von dem Chromosoma nichts übrig bleiben als ein chromatistisches Doppelstäbchen, von denjenigen nicht unterscheidbar, die wir schon als Ruheformen der Tetraden in Anspruch genommen haben (Fig. 132 a). Durch die Aufnahme von Zwischensubstanz vor der zweiten Reifungsteilung, und durch geeignete Streckung derselben mittelst der Zugfasern können dann zum zweitenmal ähnliche plattenförmige Chromosomen zu stande kommen.

Nach dem Obigen ist es wohl möglich, daß Chromosomen, die in der ersten Teilung als Tetraden auftraten, bei der zweiten in plattenförmige Chromosomen übergehen können, und umgekehrt.

Wir werden hier auch die polygonalen Chromosomen, die bei der ersten Teilung so zahlreich vorkamen, etwas näher betrachten. Am häufigsten wurden 6—8-eckige Platten gefunden, aber auch andere Formen (Fig. 128, 130 f). Und die spiegelbildliche Aehnlichkeit je zweier Schwesterchromosomen zeigt, daß auch diese Chromosomen der Fläche nach geteilt worden sind.

Noch in der späten Anaphase werden in den Tochterplatten oft polygonale Chromosomen angetroffen; auf dem Ruhestadium aber nur sehr selten (Fig. 132 e). Es fragt sich daher, was aus ihnen geworden ist. Die Antwort liegt nahe bei der Hand.

Ebenso wie die kompakten Tetraden sich zum Teil in viereckige Doppelrahmen aufgelöst haben, so sind die polygonalen Chromosomen bei der Auflösung der Zwischensubstanz in die offenen Ringe oder Polygonen verschiedener Größe umgebildet, die in dem Ruhestadium so zahlreich vorkommen (Fig. 132—133 f). Diese Ringe sind, wie auch die viereckigen Rahmen, aus Doppelfädchen aufgebaut, und nur die Länge dieser Fädchen entscheidet, ob Quadrate oder Polygonen bei der Verschmelzung ihrer Enden zum Vorschein kommen.

Sehr oft werden die Ringe während des Ruhestadiums an einer Stelle geöffnet (Fig. 133 g u. 135); sie können dann in die langen, mehr oder weniger ausgestreckten Doppelfädchen übergehen, die in den Polocyten besonders häufig vorkommen (Fig. 131 u. 134). Einmal geöffnet, scheinen die Ringe sich nicht wieder zu schließen; jedenfalls habe ich unter den Chromosomen der zweiten Reifungsteilung weder kompakte Polygonen noch offene Ringe wiedergefunden.

Ringbildungen. In der neueren Reifungsliteratur spielen die Ringbildungen der Chromosomen eine große Rolle, und es werden ihnen, wie früher den Tetraden, die verschiedensten Deutungen beigelegt. Ich möchte daher an dieser Stelle die Frage nach der Bedeutung der Ringe etwas näher erörtern.

FLEMMING hat in seiner bekannten Darstellung der heterotypischen Teilungsform (1887) zum ersten Mal die Ringbildungen des Salamanderhodens beschrieben. Hier traten die Ringe während der Metaphase der Zellteilung auf und wurden aus längsgespaltenen, fadenförmigen Chromosomen gebildet, indem beide Teilhälften derselben auseinanderwichen, während ihre Enden noch zusammen blieben. Zuletzt wurden jedoch auch diese getrennt und jeder Ring wurde so in zwei Halbringe geteilt, die je in eine Tochterzelle hineintraten.

Später sind auch bei vielen anderen Objekten, Tieren und Pflanzen, Ringbildungen nachgewiesen worden, und zwar sehr häufig in der Pro- und Metaphase der ersten Reifungsteilung.

Nach einer Reihe Untersuchungen, besonders an Arthropoden (VOM RATH, RÜCKERT, HÄCKER) wurde angenommen, daß auch hier die Ringe durch Längsspaltung eines fadenförmigen Chromosoma entstanden seien; der Prozeß wäre aber dadurch kompliziert worden, daß diese Chromosomen von Anfang an bivalent seien, indem der ursprüngliche Chromatinfaden in nur halb so viele Stücke zerfallen sei, wie es der typischen Chromosomenzahl entsprechen

würde. Die Ringe würden demnach eine Art „Tetraden“ repräsentieren, deren Aufbau nach der HÄCKERSchen Bezeichnungsweise durch die Formel $\frac{a \ b}{a \ b}$ ausgedrückt werden könnte, während sie nach FLEMMINGS Beschreibung nur als $\frac{a}{a}$ oder, wenn die Tochterchromosomen schon eine Längsspalte zeigten (MEVES 1897), mit der Formel $\frac{a \ a}{a \ a}$ zu bezeichnen wären.

Mit der Erkenntnis der Bedeutung der Synapsis mußten natürlich auch die Ringe in einem neuen Licht betrachtet werden. Obgleich sie aber bei den verschiedensten Objekten eine auffallende Ähnlichkeit in Form und Auftreten aufweisen, so werden sie doch immer noch in sehr verschiedener Weise gedeutet.

So beschreibt z. B. MONTGOMERY bei Peripatus (1901) sowie bei Amphibien (1903) und Insekten (1905) in der ersten Reifungsteilung Ring- und Achterbildungen, die durch Zusammenbiegung beider Enden eines bivalenten und längsgespaltenen Chromatinfadens entstanden seien. Das bivalente Chromosom besteht aus (1903, p. 267) „two univalent chromosomes joined end to end, and the space between the two arms of a bivalent chromosome is the space between two univalent chromosomes, whether this space be bounded by a chromosome of the form of a U, a V, or an O“. (Textfig. H X).

Jeder Ring wird nach MONTGOMERY bei der ersten Reifungsteilung in 2 Halbringe geteilt, indem die beiden in Synapsis konjugierten Chromosomen voneinander getrennt werden. Diese Teilung wäre also als eine Reduktionsteilung zu betrachten, während eine Längsspalte der beiden Halbringe die nachher folgende Aequationsteilung andeutete.

Zu einem ähnlichen Endresultat kommen auch A. und K. E. SCHREINER (1904), obgleich sie die Entstehung der Ringe in ganz anderer Weise erklären. Nach ihnen geschieht die Konjugation der Chromosomen bei Myxine und Selachiern nicht „end to end“, sondern durch ein paralleles Aneinanderlegen je zweier Chromosomen; und die Ringbildungen sind wieder durch Auseinanderweichen beider Konjuganten, also durch Längsspaltung eines bivalenten Chromosoma, zu stande gekommen. Die beiden Halbringe, die auch nach dieser Entstehungsweise univalente Chromosomen bilden, werden bei der ersten Reifungsteilung voneinander getrennt und eine Längsspalte, die schon im ungeteilten

Ring sichtbar war, deutet auch hier die zunächst folgende Aequationsteilung, die zweite Reifungsteilung, an (Textfig. I).

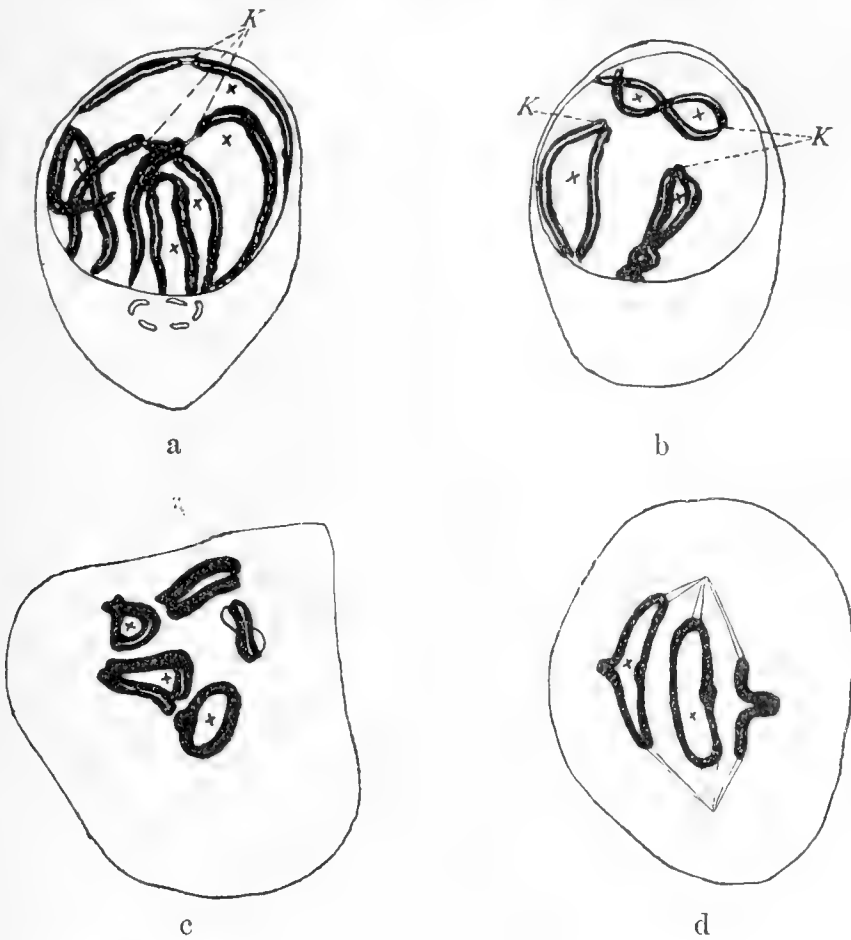


Fig. Ha—d.

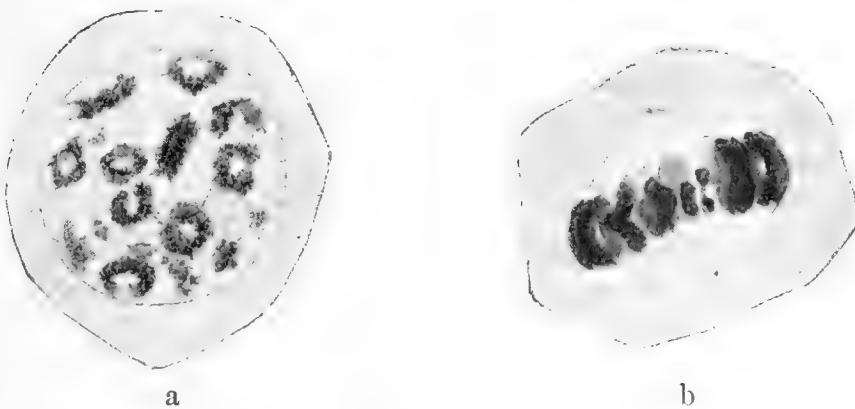


Fig. Ia—b.

Fig. Ha—d. Ringbildungen bei Amphibien. (Nach MONTGOMERY 1903.)
 K Konjugationsstelle je zweier Chromosomen. X Spalte zwischen beiden Komponenten eines bivalenten Chromosoms.

Fig. Ia—b. Ringbildungen bei Spinax. (Nach SCHREINER 1904.)

Während sich FOOT und STROBELL (1905) in ihrer Deutung der bei Allolobophora vorkommenden Ringe MONTGOMERY anschließen, so ist neuerdings von DUBLIN (1905) eine Auffassung

der Ringbildungen bei *Pedicellina* vertreten, die zwar auch in einer Konjugation der Chromosomen „end to end“ ihren Ausgangspunkt nimmt, nach der sich aber die Ringe in ihrem Aufbau dem HÄCKERschen Schema nähern.

Das Schicksal der konjugierten Chromosomen (*a* und *b*) geht aus der beigefügten Textfig. J hervor; auch hier wird (nach DUBLIN) jeder Ring in 2 Halbringe geteilt, die je ein

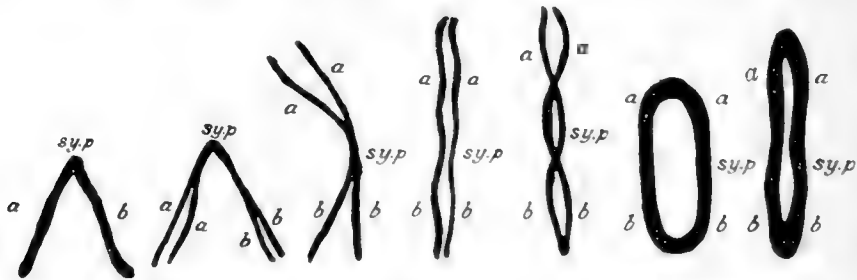


Fig. J. Ringbildung bei *Pedicellina*. (Nach DUBLIN 1905.)

univalentes, längsgespaltenes Chromosoma repräsentieren. Die beiden Teilhälften dieser Chromosomen sind aber hier in anderer Weise angeordnet wie nach MONTGOMERY und SCHREINER, nämlich so, daß die 4 Quadranten des Ringes von je einem individualisierten Chromosom gebildet sind, die am Ende der zweiten Reifungsteilung völlig voneinander getrennt sein werden. Eine Längsspaltung des ganzen Ringes wurde bei *Pedicellina* nicht nachgewiesen.

Im obigen sind, nur aus den letzten Jahren, nicht weniger als drei verschiedene Deutungen der an und für sich ganz ähnlichen Ringbildungen angeführt. Diese Deutungen stimmen jedoch alle darin überein, daß bei der ersten Reifungsteilung jeder Ring in 2 Halbringe zerlegt werden soll.

Eben auf diesem Punkt haben aber meine Untersuchungen an *Enteroxenos* abweichende Resultate gegeben, indem noch am Ende der ersten Teilung Ringbildungen vorkommen von ähnlicher Größe und von demselben Bau wie auf früheren Stadien.

In zwei Beziehungen liegen bei *Enteroxenos* die Verhältnisse günstiger als bei den früher untersuchten Objekten. Erstens werden durch das lange dauernde Stadium des Wachstumskernelles die postsynaptischen Umbildungen der Chromosomen von denjenigen der Prophase der ersten Reifungsteilung scharf getrennt. Zweitens besteht ein wesentlicher Vorteil dieses Materiales in der leichteren Zugänglichkeit der Ruheformen der Chromosomen zwischen beiden Reifungsteilungen.

Ich habe daher schon in meiner vorläufigen Mitteilung einen Versuch gemacht, auf Grundlage der Verhältnisse bei *Enteroxenos* die Ringbildungen verschiedener Tierformen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu betrachten.

In Uebereinstimmung mit A. und K. E. SCHREINER habe ich bei *Enteroxenos* eine Konjugation der Chromosomen nicht „end to end“, sondern durch ein paralleles Aneinanderlegen konstatieren können. In Betreff der ersten Entstehung der Ringe stimmen doch die Ergebnisse meiner Untersuchungen mehr mit MONTGOMERYS Auffassung überein, indem ich in der Ringbildung nicht ein Auseinanderweichen der konjugierten Chromosomen, sondern vielmehr eine Zusammenbiegung beider Enden eines Doppelchromosoma ersehen muß.

Meine Gründe für eine solche Annahme habe ich schon früher (1905) angeführt; ich werde sie jedoch hier wiederholen.

Die Ringbildungen kommen bei *Enteroxenos* auf einem so frühen Stadium zum Vorschein, daß an eine Spaltung der Chromosomen für die erste Reifungsteilung noch nicht zu denken wäre (Fig. 38, 40e). Aus ihrem Auftreten schon vor der Bildung eines Wachstumskernes geht es in der Tat mit Sicherheit hervor, daß sie hier der Postsynapsis angehören und nicht der Prophase der ersten Reifungsteilung. Die postsynaptischen Ringe werden aus Doppel-fädchen aufgebaut, von ähnlicher Dicke und von demselben Aussehen wie die übrigen Chromatinfädchen des Kernes. Die Ringe können also nicht durch Spaltung eines solchen entstanden sein. Und wenn auch bei der Auflösung des Wachstumskernes wieder Ringbildungen zum Vorschein kommen (Fig. 121a), so ist es nicht, um bei der ersten Reifungsteilung in 2 Halbringe zerlegt zu werden. Sie werden vielmehr vor der Teilung zu den oben besprochenen kompakten polygonalen Chromosomen kontrahiert und der Fläche nach geteilt; erst bei der Auflösung der Zwischensubstanz in der Telophase tritt die ursprüngliche Ringform dieser Chromosomen wieder deutlich hervor. Die Ringe zeigen hier noch dieselbe Doppelheit wie früher, nur sind ihre beiden Komponenten dünner als zuvor (Fig. 131—135).

Die Ringbildungen der Reifungsteilungen bei *Enteroxenos* lassen sich, glaube ich, nur in der Weise deuten, daß während der Postsynapsis oder bei der Auflösung des Wachstumskernes einzelne Doppelchromosomen durch Krümmung und durch Verschmelzung beider Enden in Ringe umgebildet werden. Diese Verschmelzung bleibt entweder während der ersten Reifungsteilung bestehen oder

löst sich bald wieder auf. In beiden Fällen aber geschieht bei dieser Teilung eine Längsspaltung des ganzen Doppelfadens, der den Ring gebildet hat.

Während ich also mit MONTGOMERY und A. und K. E. SCHREINER in jedem Ring ein bivalentes Chromosoma sehe, so habe ich im Gegensatz zu diesen Autoren gefunden, daß bei *Enteroxenos* die Ringe nicht in der ersten Reifungsteilung in zwei univalente Chromosomen zerlegt werden, sondern daß die Bivalenz noch am Ende dieser Teilung besteht.

Es scheint aber ein schroffer Gegensatz zu bestehen zwischen der hier erwähnten Auffassung, daß die Ringe als solche durch die Teilung passieren können, und den unzweideutigen Befunden an verschiedenen Tierformen, wo in der Metaphase ringförmige Chromosomen in je 2 Halbringe zerlegt werden.

Eine Erklärung dieses scheinbaren Gegensatzes ist, glaube ich darin zu suchen, daß die Ringe der Postsynapsis nicht ohne weiteres mit denjenigen der Metaphase zusammengestellt werden dürfen.

Die Unabhängigkeit dieser beiden Bildungen tritt bei *Enteroxenos* sehr deutlich zu Tage. In der ersten Reifungsteilung finden sich Ringe in der Pro- und Telophase, kein einziger aber in der Metaphase. In den Furchungsteilungen dagegen sind Ringbildungen in der Metaphase recht häufig vorzufinden (Fig. 150), während sie hier weder vor noch nach derselben gefunden werden. Sie werden in der späten Prophase der Furchungsteilung in der von FLEMMING (1887) beschriebenen Weise aus fadenförmigen Chromosomen gebildet.

Aber auch wo in Pro- und Metaphase einer und derselben Teilung Ringe vorkommen, läßt sich wohl eine Unabhängigkeit beider Bildungen vermuten. In der Tat finde ich, daß diese Möglichkeit durch das eben beschriebene Verhalten der Ringbildungen bei *Enteroxenos* einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit erreicht.

Auch in der Literatur fehlt es nicht an Angaben, die eine solche Annahme stützen könnten. Ich habe schon in meiner vorläufigen Mitteilung auf eine Angabe von MOORE (1896) aufmerksam gemacht, die bei Selachiern eine Diskontinuität in dem Auftreten der Ringe beim Uebergang zur Metaphase voraussetzen ließ. Bei den Selachiern treten — wie auch A. und K. E. SCHREINER bestätigen — zahlreiche Ringe sowohl in Pro- als in Metaphase der ersten Reifungsteilung auf. Es wird aber von MOORE sowohl in Text als in Abbildungen gezeigt, daß die Ringe der Prophase

nicht direkt als solche in diejenigen der Metaphase übergehen, sondern daß zwischen beiden ein Stadium existiert, auf welchem die Chromosomen in der Form von „rodlike bodies“ (p. 289) „stand stiffly out from the surface of the spindle“. Die Metaphasenringe werden, nach MOORE, erst auf Grundlage dieser „rodlike bodies“ gebildet.

In Uebereinstimmung mit dieser Angabe von MOORE scheint mir auch die Voraussetzung berechtigt, daß zwischen den beiden von A. und K. E. SCHREINER gegebenen Abbildungen der Reifungsteilung bei *Spinax* (Textfig. I dieser Abhandlung) auch ein Zwischenstadium einzuschieben ist, durch welches der Uebergang von den Ringen der Prophase zu denjenigen der Metaphase vermittelt wird.

Die Prophasenringe bei *Spinax* sind (SCHREINER 1904) „oft an einer Stelle etwas offen“. Und eben diese Oeffnung scheint mir einen Fingerzeig über das weitere Schicksal der Ringe zu geben. Es kommen nämlich (Textfig. Ia) in einem Kern alle Uebergänge von den geschlossenen Ringen zu den mehr oder weniger weit geöffneten und den ganz ausgestreckten stäbchenförmigen Chromosomen vor. Es scheint mir daher keineswegs ausgeschlossen, daß die Prophasenringe der *Selachier* — wie diejenigen des *Enteroxenos* — eigentlich mehr der Postsynapsis angehören als der Prophase; sie könnten durch ein vorübergehendes Zusammenbiegen der fadenförmigen Doppelchromosomen nach der Synapsis zu stande gekommen sein — in der späten Prophase sich aber wieder ausstrecken (Fig. I) und endlich in der von FLEMMING beschriebenen Weise heterotypisch geteilt werden, wodurch die Ringe der Metaphase entstanden. Die letzteren wären aber nach dieser Deutung nur insoweit auf die Ringe der Prophase zurückzuführen, als sie aus demselben Material aufgebaut wären.

Auch MONTGOMERYs Abbildungen der Spermatocyten der Amphibien (Textfig. H dieser Arbeit), erlauben wohl eine andere Deutung, als die von ihm selbst gegebene, um so viel mehr, als sowohl FLEMMING (1887) wie MEVES (1897) mehrere Stadien abgebildet haben, die zwischen die Figuren MONTGOMERYs einzuschieben wären, die sich aber kaum mit seiner Auffassung in Einklang bringen lassen. Auch in der wertvollen Arbeit von JANSSENS und DUMEZ (1903) wird die Richtigkeit von MONTGOMERYs Schlüssen auf diesem Punkt in Zweifel gezogen.

Bei den Amphibien sind, wie schon seit FLEMMINGs Untersuchung (1887) bekannt, die Metaphasenringe sehr auffallend; aber eine Verfolgung derselben zu den durch Krümmungen der

Chromatinfäden entstandenen Schlingen und Ringe der Postsynapsis zurück scheint nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen nicht berechtigt.

Die zweite Reifungsteilung. In Uebereinstimmung mit den obigen Erörterungen möchte ich die Doppelheit der Tochterchromosomen in der Telophase der ersten Reifungsteilung als mit derjenigen der Mutterchromosomen identisch betrachten, d. h. sie läßt sich zu der Konjugation der Chromosomen in der Synapsis zurück verfolgen. Die erste Reifungsteilung wäre demnach als eine Aequationsteilung der gesamten Doppelchromosomen anzusehen.

Es bleibt uns dann noch übrig, die Natur der zweiten Reifungsteilung zu prüfen. Wenn wir in der Längsspalte der in diese Teilung hineintretenden Chromosomen die Konjugationsebene ansehen, so wird es von großer Bedeutung sein, zu konstatieren, ob die Teilung nach dieser Spalte effektuirt werde oder nicht; im ersteren Fall würde die zweite Reifungsteilung eine Reduktionsteilung sein.

Aus mehreren Gründen glaube ich, daß dies nicht der Fall ist. Erstens stimmt das Bild der zweiten Reifungsteilung sowohl in Betreff der Form der Chromosomen als auch in Betreff ihrer Teilungsweise völlig mit demjenigen der ersten Teilung überein; nur sind die Chromosomen entsprechend kleiner (Fig. 136—141). Die „Tetraden“, wie auch die übrigen Chromosomen, werden auch diesmal der Fläche nach geteilt (Fig. 138—140), und die Bilder beider Teilungen bieten überhaupt nichts, was eine Auffassung der einen derselben als einer Reduktions-, der anderen als einer Aequationsteilung rechtfertigen könnte. Da ich jedoch auf die komplizierten Chromosomenformen der Metaphasen nur wenig Gewicht legen kann, so möchte ich auch aus der Aehnlichkeit beider Teilungen keine entscheidenden Schlüsse ziehen.

Dazu kommt aber noch die Tatsache, daß auch die Prophasenbilder beider Teilungen sich völlig entsprechen, und daß auch vor der zweiten Reifungsteilung Vierergruppen vorkommen (Fig. 136). Solche doppelt längsgespaltene Chromosomen sind vor der ersten Reifungsteilung oft beschrieben worden. Wenn auch dabei ihr erstes Entstehen in verschiedener Weise erklärt wurde, so ist doch immer vorausgesetzt worden, daß die beiden rasch aufeinander folgenden Reifungsteilungen der Chromosomen längs diesen Spalten effektuirt werden sollten.

Daraus folgt aber weiter, daß am Ende der ersten Teilung nur noch eine einfache Längsspaltung der Chromosomen vor-

handen sein könnte, und nach der zweiten Teilung wäre keine Doppelheit derselben mehr zu erwarten.

Das Auftreten von „Vierergruppen“ in der Prophase der zweiten Reifungsteilung bei *Enteroxenos* läßt sich also nicht mit der eben erwähnten Auffassung ihrer Bedeutung in Einklang bringen. Ihre Entstehung läßt sich aber hier — wie auch vor der ersten Teilung — so erklären, daß die eine Spalte die Konjugationsebene der Doppelchromosomen bezeichnet, die andere aber den Plan der zunächst folgenden Teilung. — Gleichzeitig mit der Kontraktion der Chromosomen am Ende der Ruhepause ist auch eine Wiederaufnahme von Zwischensubstanz in dieselben geschehen. Und es bestätigt sich hier wieder, daß diese Zwischensubstanz wohl sehr dehnbar ist (Fig. 136 d, 137 1), daß sie aber bei der Teilung der Chromosomen mit gespaltet wird. Die Tochterchromosomen werden daher schon bei recht kurzer Entfernung durch eine klaffende Spalte voneinander getrennt (Fig. 136 c, 137 3).

Mit der Existenz von „Vierergruppen“ in der Prophase der zweiten Reifungsteilung steht es auch in bester Uebereinstimmung, daß die Chromosomen noch am Ende dieser Teilung ihre Doppelheit bewahrt haben. Dies läßt sich zwar nicht sicher konstatieren, solange nur die Teilungsfiguren selbst in Betracht gezogen werden. Die Chromosomen behalten nämlich bis zur Abschnürung der zweiten Polocyte immer noch ihre komplizierte Form bei (Fig. 140—141), und sichere Schlüsse lassen sich daher nicht aus denselben ziehen. Nur wo (wie in Fig. 139) in einem lang ausgezogenen Chromosom eine Längsspalte sichtbar ist, möchte ich derselben einige Bedeutung beilegen. In der Telophase dagegen (Fig. 142—145) machen die Chromosomen Umbildungen durch, die für unsere Frage von großer Bedeutung sind.

Zuerst geschieht, wie nach der ersten Teilung, eine Streckung der Chromosomen, und sowohl in der Polocyte wie im Ei selbst (Fig. 142a, b) tritt eine Doppelheit der Chromosomen jetzt sehr deutlich hervor. Dieses Stadium dauert aber nicht lange, indem auf Grundlage beider Tochterplatten bald eine Kernbildung eingeleitet wird. Sie geschieht im Ei und in der Polocyte in genau entsprechender Weise, nur etwas langsamer in der letzteren (vergl. Fig. 84; 86—88).

Vorkerne. Die Chromosomen, die vorher über die ganze Tochterplatte zerstreut waren, werden jetzt alle in einer Reihe angeordnet, so daß sie zusammen einen nahezu geschlossenen Ring

bilden, der meistens deutlich längsgespalten erscheint (Fig. 143). Dieser Ring wird stark kontrahiert, so daß auf einem folgenden Stadium alles Chromatin in einem kompakten, unregelmäßig geformten Klümpchen angesammelt ist, während sich um dasselbe herum eine rasch steigende Kernvakuole bildet (Fig. 144). Dann lösen sich die Chromosomen wieder aus ihrem festen Verband und werden bald, wie in Fig. 145 a, über den ganzen Kernraum zerstreut gefunden ¹⁾).

Eine Reihe junger Vorkerne sind in Fig. 145 a—c abgebildet. Man sieht hier immer noch eine auffallende Doppelheit der Chromosomen, die auch bei der netzförmigen Verteilung des Chromatins in den Liningerüstfäden zum Teil beibehalten wird. Wie schon im vorigen Abschnitt besprochen, wachsen beide Vorkerne rasch heran, und es wird in denselben eine große Menge Chromatinsubstanz abgelagert, die aber vor der ersten Furchungsteilung wieder zerfällt (Fig. 91—96). Die Doppelheit der Chromosomen wird während dieses Wachstums des Kerns meistens völlig unsichtbar.

Bei der Diminution des Wachstumschromatins treten die Chromosomen wieder deutlich hervor, und es zeigt sich jetzt wieder in denselben eine Längsspalte, die zuerst kaum sichtbar ist, später aber immer deutlicher hervortritt, bis zuletzt die erste Furchungsteilung dieser Spalte entlang effektiert wird (Fig. 97—99, 146—147).

Es läßt sich a priori die Möglichkeit nicht ausschließen, daß die bei der Vorkernbildung zuerst sichtbare Spalte der Chromosomen mit der in der Prophase der ersten Furchungsteilung auftretenden identisch sei, wenn es auch sehr unwahrscheinlich scheint, daß die Trennung der Tochterchromosomen schon so früh geschehen sollte. Um diese Frage beantworten zu können, habe ich auch die Chromosomen der ersten Furchungsteilung genau untersucht.

Bei dieser Teilung geschieht keine Faltung der Chromosomen, sondern sie bewahren ihre fadenförmige Gestalt. Je nachdem die

1) Die Befruchtung ist, wie oben erwähnt, schon vor den Reifungsteilungen geschehen, und der Spermakern befindet sich auf diesem Stadium gewöhnlich in unmittelbarer Nähe des Eikerns (Fig. 88). Er besteht, wie dieser, zuerst nur aus einem kompakten Chromatinklumpchen; und sowohl die Bildung einer Kernvakuole, wie auch die weitere Entwicklung verläuft in beiden Vorkernen ganz parallel. Nur zuweilen läßt sich durch die Lage der Kerne der weibliche Vorkern vom männlichen unterscheiden.

Zugfasern auf der Mitte der Chromosomen oder terminal an denselben den stärksten Zug üben, können in der Metaphase Ring- und Achterbildungen, V-förmige oder stäbchenförmige Chromosomen zum Vorschein kommen (Fig. 147—150). (In meiner vorläufigen Mitteilung (1905) wurden einige Chromosomen aus der späten Prophase abgebildet, die von etwas zweifelhafter Natur sind. Ich habe sie damals als „Vierergruppen“ betrachtet, die hier zum drittenmal hervortreten sollten; später bin ich aber, bei der Betrachtung eines größeren Materiales, dazu gekommen, daß diese Deutung nicht unbedingt sicher ist. Es ließe sich nämlich wohl denken, daß eben auf dem Wege zur Ringbildung ein solches Stadium durchlaufen werden könnte, indem bei geeigneter Stellung der Chromosomen, als die erste Wirkung der an ihrer Mitte befestigten Zugfasern, eine Knickung derselben eintreten müßte.)

Eine sichere Entscheidung über die Natur der Spalten läßt sich überhaupt aus den Prophasenbildern der ersten Furchungsteilung nicht entnehmen. In der frühen Anaphase dieser Teilung ist jedoch auch in den Tochterchromosomen eine Längsspalte sichtbar (Fig. 148—149). Die Existenz dieser Spalte zeigt aber, daß in der Prophase eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen stattgefunden haben muß, auch wenn die eine Spalte wegen der Kontraktion der Chromosomen während der Metaphase verborgen war.

Die Längsspalte der Tochterchromosomen der ersten Furchungsteilung kann nur in der schon bei der Vorkernbildung vorhandenen Doppelheit der Chromosomen ihren Ursprung haben. Und die bei der Teilung effektuierte Spaltung der Chromosomen ist als eine der Prophase angehörige Neubildung zu betrachten.

Auch noch in den jungen Kernen des Zweizellenstadiums läßt sich spurweise eine Doppelheit der Chromatinfäden nachweisen. Sie scheint aber während der weiteren Furchung immer mehr zurückzutreten und in den Gewebszellen des Enteroxenos ist mir eine Doppelheit der Tochterchromosomen nie aufgefallen.

Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung die großen Bindegewebszellen, von denen schon früher erwähnt wurde, daß sie trotz ihrer Ausscheidung der Fibrillensubstanz immer noch als embryonale Zellen zu betrachten wären. Sie gehören auch insofern der Keimbahn an, als sowohl die Oogonien wie auch die Spermatogonien auf Grundlage solcher Zellen entstehen. In diesen Zellen erhält sich auch die Doppelheit der Chromosomen länger als in den Gewebszellen; sie kann zuweilen hier so auf-

fallend sein (Fig. 151), daß man beim Anblick der Chromosomen einer solchen Zelle unwillkürlich eine Spermatocyte am Ende der ersten Reifungsteilung vor sich zu haben glaubt.

Auch in den Oogonien läßt sich zuweilen eine Doppelheit der Tochterchromosomen nachweisen (Fig. 28). Meistens scheint jedoch hier die Verschmelzung beider Komponenten der Doppelchromosomen vollzogen zu sein.

In dieser Verbindung möchte ich auch über die Größenverhältnisse der Chromosomen bei *Enteroxenos* eine Bemerkung machen. Sämtliche Abbildungen der Taf. XXII sind in demselben Maßstab ausgeführt wie diejenigen der Taf. XVII. Und bei einem Vergleich der Figg. 146—150 einerseits mit Fig. 25—28 andererseits tritt der Größenunterschied der Chromosomen am Anfang und am Ende der Keimbahn stark hervor. Die Bindegewebszellen (Fig. 151) vermitteln auch hier den Uebergang von den ersten Blastomeren zu den Oogonien.

Ein Rückblick auf das eben beschriebene Verhalten der Chromosomen — von ihrer paarweisen Konjugation in der Synapsis an, durch Reifungsteilungen und Vorkernbildung weiter zu den Bindegewebszellen und den Oogonien der nächsten Generation — wird, glaube ich, meine schon in der vorläufigen Mitteilung erwähnten Schlüsse rechtfertigen:

„Die Zahlenreduktion der Chromosomen geschieht bei *Enteroxenos* durch ihre parallele Konjugation in Synapsis. Die dadurch entstandene Doppelheit der Chromosomen geht weder in der ersten noch in der zweiten Reifungsteilung wieder verloren, sondern tritt noch in den Vorkernen deutlich hervor und verschwindet erst im Laufe der folgenden Zellgenerationen mit der völligen Verschmelzung der konjugierten Chromosomen.

Die konjugierten Chromosomen haben ihre Teilungsfähigkeit behalten; beide Reifungsteilungen sind somit als Aequationsteilungen zu betrachten, deren Bild jedoch durch die Doppelheit und die Größe der Chromosomen kompliziert wird. Das rasche Aufeinanderfolgen beider Teilungen trägt zu einer Größenreduktion der Doppelchromosomen bei; sie werden jedoch erst im Laufe vieler Zellgenerationen auf ihre ursprüngliche Größe reduziert.“

Diese Schlüsse lassen sich zwar nicht durch eine oder mehrere losgerissene Tatsachen beweisen; es ist wohl auch nicht ausgeschlossen, daß einzelne meiner Bilder in anderer Weise und zu Gunsten anderer Theorien gedeutet werden können, als ich es im

obigen getan habe. Wenn man aber die Bilder aller verschiedenen Stadien im Zusammenhang betrachtet, was für eine Erklärung dieser schwierigen Verhältnisse dringend geboten ist, dann glaube ich, wird man kaum eine andere Theorie aufstellen können, in der sich dieselben ungezwungen einordnen lassen.

Bei einem Reifungsmodus wie der oben beschriebene werden alle Chromosomen, väterliche sowohl wie mütterliche, auf die vier Enkelzellen einer Oo- resp. Spermatocyte anscheinend ganz gleichmäßig verteilt. Es existiert also hier keine „Idenverteilung“ im WEISMANNschen Sinne; auch SUTTONS (1902) Aussage trifft hier nicht zu, wenn er die Bedeutung der Synapsis darin sieht, daß (p. 39) „the two chromosomes representing the same specific characters shall in no case enter the nucleus of a single spermatid or mature egg“.

In der Tat wird bei *Enteroxenos* kein greifbarer Anhaltspunkt zum Verständnis der Variabilität der Arten gefunden. Aber da wir noch weit von einem wirklichen Verständnis der verschiedenen Fragen über Vererbung und Variabilität entfernt sind, kann ich nichts Befremdliches in dem Gedanken sehen, daß die die Variabilität bedingende Konkurrenz zwischen den verschiedenen Qualitäten nur innerhalb der einzelnen Chromosomen vor sich gehen könnte, nicht also in einer so groben Weise, daß es mit unseren Hilfsmitteln direkt nachweisbar wäre.

Es ist von SUTTON (1903) und BOVERI (1904) auf die interessante Uebereinstimmung aufmerksam gemacht worden, die zwischen den möglichen Kombinationen väterlicher und mütterlicher Chromosomen beim Vorhandensein einer Reduktionsteilung, und dem MENDELSchen Gesetz über Pflanzenhybriden zu bestehen scheint. Und BOVERI hat auf die reichen Möglichkeiten hingewiesen, die eine „Verbindung der experimentellen Vererbungslehre mit Chromosomenuntersuchungen“ für die Förderung unserer Kenntnis des Chromatins in sich tragen würde. Doch möchte ich es als verfrüht ansehen, wenn SUTTON (1903) schon auf dem jetzigen Standpunkt der Vererbungslehre den Schluß gezogen hat (p. 247) „that the phenomenon of character reduction discovered by MENDEL is the expression of chromosome reduction“.

Jedes Chromosoma ist sicherlich, wie SUTTON selbst zugibt, als Träger vieler verschiedener Qualitäten anzusehen, und erst wenn der Nachweis erbracht wäre, daß gewisse Qualitätsgruppen und nicht nur einzelne Qualitäten in Uebereinstimmung

mit dem MENDELSchen Gesetz vererbt würden, erst dann würde auch ein direkter Rückschluß von den empirisch gewonnenen Resultaten der Vererbung auf das Vorhandensein einer Reduktionsteilung bei der Reifung der Keimzellen gerechtfertigt sein.

Innerhalb der einzelnen Chromosomen setzt SUTTON eine gewisse Unabhängigkeit der verschiedenen Qualitäten voraus, indem (p. 240) „the chromosome may be divisible into smaller entities, which — — may be dominant or recessive independently“.

Damit ist aber eine neue Möglichkeit für Variation gegeben, viel reicher als diejenige der Reduktionsteilungen. Unter dieser Voraussetzung einer unabhängigen Variabilität der einzelnen Qualitätensträger läßt sich auch ohne Zuhilfenahme einer Reduktionsteilung eine gewisse Gesetzmäßigkeit der Variationen erwarten.

Die bei der Befruchtung in einer Zelle vereinigten väterlichen und mütterlichen Chromosomen behalten, wie wir durch die Untersuchungen von VAN BENEDEN (1883), RÜCKERT (1895), HÄCKER (1902) u. a. wissen, in den aufeinanderfolgenden Zellgenerationen ihre Selbständigkeit bei, bis endlich die homologen Chromosomen väterlicher und mütterlicher Herkunft am Ende der Keimbahn in der Synapsis paarweise konjugieren. Unter solchen Umständen läßt es sich wohl denken, daß sich im Laufe der Zellgenerationen der Keimbahn eine gewisse Variation der Chromosomen zeigen könnte, indem einzelne Qualitäten derselben etwas stärker, andere vielleicht schwächer würden. Dann würde aber die Konjugation der Chromosomen in verschiedenen Oo- resp. Spermatocyten auch verschiedene Resultate geben können.

Die zufälligen Variationen der Chromosomen oder einzelnen Qualitäten innerhalb der Keimbahn werden in auf- und absteigender Richtung wahrscheinlich gleich stark sein. Und unter der Voraussetzung, daß der stärkere Repräsentant einer Qualität nach der Konjugation der Chromosomen dominierend, der schwächere aber recessiv wird, muß ungefähr in der einen Hälfte der Keimzellen eines Individuums der betreffende väterliche Charakter (A), in der anderen der mütterliche (B) dominieren.

Bei der Paarung zweier Individuen mit solchen Keimzellen würden die verschiedenen Kombinationen der betreffenden Qualität dem MENDELSchen Gesetz folgen, indem sie in dem Verhältnis $AA + 2 AB + BB$ sich geltend machen würden.

Es läßt sich aber auch denken, daß der Unterschied zwischen beiden homologen Qualitäten nicht größer sei, als daß nach der Konjugation eine Zusammenwirkung zwischen ihnen stattfinden

könnte; in diesem Fall würde der betreffende Charakter bei den Abkömmlingen gemischt auftreten.

Die verschiedenen Qualitäten einer und derselben Art möchten in dieser Beziehung auch unter sich verschieden sein, so daß in gewissen Organsystemen, z. B. auf dem Gebiete des Nervensystems, eine Zusammenwirkung der homologen Qualitäten nur in geringem Maße stattfinden könnte, während andere Organsysteme eine solche erlaubten. Dort würde dann schon bei geringem Uebergewicht die stärkere Qualität dominierend werden, und die Vererbung würde dem MENDELSchen Gesetz folgen, hier würden die väterlichen und die mütterlichen Charaktere gemischt vererbt werden.

Es läßt sich überhaupt, unter der Voraussetzung einer unabhängigen Variation der einzelnen Qualitäten eines Chromosoma, eine unendliche Reihe von Variationen vorstellen. Ich glaube auch, daß die in neuerer Zeit gewonnenen Resultate der experimentellen Vererbungslehre (DE VRIES, BATESON, CASTLE u. a.) sich viel leichter ohne Annahme einer Reduktionsteilung als mit einer solchen erklären lassen. Jedenfalls lassen sich die vielen Ausnahmen von den durch Massenuntersuchungen gewonnenen Vererbungsgesetzen, sowie die atavistischen Rückschläge, nur unter Voraussetzung eines lebhaften Qualitätenaustausches zwischen den konjugierenden Chromosomen auf eine Reduktionsteilung zurückführen. Mit der steigenden Innigkeit der Konjugation wird aber der physiologische Unterschied zwischen den beiden Begriffen Reduktions- und Aequationsteilung auch allmählich verschwinden, indem es für die Vererbung ein ähnliches Resultat geben würde, ob die zwei konjugierten Chromosomen nach eingreifendem Qualitätenaustausch in einer Reduktionsteilung wieder auseinander weichen, oder ob das ganze Doppelchromosoma durch eine Aequationsteilung halbiert wird.

Ich glaube also in den Resultaten der experimentellen Vererbungslehre gegen eine generelle Bedeutung des für Enteroxenos im obigen beschriebenen Teilungsmodus keinen Einwand zu finden, zwar aber auch keinen bestimmten Hinweis zu Gunsten derselben.

Es bleibt nun noch übrig, durch einen Vergleich mit den morphologischen Resultaten anderer Autoren die Tragweite meiner Befunde zu untersuchen.

A. und K. E. SCHREINER (1904, 1905) stimmen, trotz wesentlicher Unterschiede in der Begründung, mit MONTGOMERY (1905) darin überein, daß sie die erste Reifungsteilung als eine Reduktionsteilung betrachten, und zwar nicht nur bei den von ihnen

selbst untersuchten Objekten, sondern im allgemeinen bei den verschiedensten Tieren- und Pflanzenformen¹⁾. Und wenn MONTGOMERY (1905, p. 188) nach kritischer Behandlung der Reifungsliteratur der letzten Dezennien den Schluß zieht, daß „maturation phenomena are all of the pseudomitotic type of KORSCHULT, and only of the praereductional kind“, dann scheint eine Verallgemeinerung der bei *Enteroxenos* konstatierten Verhältnisse schon im voraus ausgeschlossen.

Doch zeigt es sich bei genauer Untersuchung, daß die Annahme des allgemeinen Vorkommens einer Reduktionsteilung sich aus den bis jetzt vorliegenden Tatsachen nicht sicher begründen läßt, und daß die Frage nach der Natur der Reifungsteilungen kaum bei einem einzigen Objekt, und noch lange nicht bei allen, endgültig beantwortet worden ist²⁾.

Bei einem Vergleich mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* müssen in erster Reihe die Mollusken betrachtet werden. Auf Grundlage der Abbildungen von BOLLES LEE (1897), MURRAY (1898), MEVES (1902), PROWAZEK (1902) und CONKLIN (1902) halten A. und K. E. SCHREINER (1905) bei dieser Gruppe eine „Trennung der Einzelchromosomen in der ersten Reifungsteilung“ für wahrscheinlich. Nach eingehender Untersuchung derselben Zeichnungen kann ich ihnen hierin aber nicht beistimmen.

Bei allen in den erwähnten Arbeiten beschriebenen Mollusken zeigen die Chromosomen während der Reifungsteilungen einen ähnlichen Bau wie bei *Enteroxenos*. Es kommen drei- und viereckige Chromosomen sowohl am Anfang wie auch am Ende beider Teilungen vor. Wie an *Enteroxenos* gezeigt, lassen sich aber aus solchen Chromosomenformen weder in der einen noch in der anderen Richtung Schlüsse ziehen, solange nicht auch ihre Umbildungen am Anfang und am Ende beider Teilungen verfolgt worden sind.

CONKLIN (1902) sagt auch selbst in seiner Beschreibung der Reifungsteilungen bei *Crepidula*, daß (p. 13): „one might as well speak of the ‚longitudinal‘ or ‚transverse‘ division of a cube or

1) Auch von GRÉGOIRE (1905) werden ähnliche Anschauungen vertreten.

2) Nach den neuesten Untersuchungen von A. und K. E. SCHREINER (Vortrag in Biol. Selsk., Kristiania, März 1906) scheint es, daß sie in *Tomopteris* ein Material gefunden haben, wo sich die Chromosomen durch alle Stadien der Reifung der Keimzellen genau verfolgen lassen. Und sie finden hier ihre frühere Annahme einer Reduktionsteilung bestätigt.

a sphere as of these chromosomes. It is impossible, therefore, to determine whether or not reduction in the sense of WEISMANN takes place in this case."

Wegen der äußeren Ähnlichkeit der Chromosomenformen scheint es mir sehr wahrscheinlich, wenn auch noch nicht bewiesen, daß die Verhältnisse bei den übrigen Mollusken in derselben Weise zu deuten sind wie bei *Enteroxenos*.

Eine weitere Verallgemeinerung meiner Resultate würde zur Zeit noch nicht begründet sein. Doch möchte ich hier bemerken, daß ihre Gültigkeit auch für andere Tiergruppen durch die bis jetzt vorliegenden Tatsachen keineswegs ausgeschlossen ist. Eine völlige Verschmelzung der konjugierten Chromosomen läßt sich nämlich auch da voraussetzen, wo in den folgenden Zellgenerationen keine Doppelheit deutlich zu Tage tritt. Und diejenigen Fälle, wo in beiden Reifungsteilungen typische Längsteilungen beschrieben worden sind, — außer bei den Phanerogamen auch bei *Ascaris* (BOVERI 1887 b, BRAUER 1892 a), bei Insekten (DE SINÉTY 1901) bei Wirbeltieren (MOORE 1896, MEVES 1897, JANSSENS und DUMEZ 1903), — lassen sich ebenso gut als Beispiele einer Verschmelzung der konjugierten Chromosomen mit nachfolgenden Aequationsteilungen wie als Beispiele eines Auseinanderweichens derselben in einer Reduktionsteilung ansehen.

Auch von A. und K. E. SCHREINER wird, wie sie selbst zu geben, in ihren Befunden bei *Myxine* kein absoluter Beweis für die Existenz einer Reduktionsteilung gebracht. Sie haben sogar Bilder vorgefunden, die darauf hindeuten könnten, daß (p. 270) „die Chromosomen der Spermatiden“ ebenso „wie die der Spermatocyten erster und zweiter Ordnung aus einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte zusammengesetzt“ wären — wie man sieht, genau dieselbe Auffassung, zu der ich bei *Enteroxenos* gekommen bin, und die in meiner vorläufigen Mitteilung kurz vor dem Erscheinen der SCHREINERSchen Arbeit veröffentlicht wurde.

Wie schon oben erwähnt, besteht doch, meiner Meinung nach, zwischen einer Reduktionsteilung nach Qualitäten austausch der konjugierenden Chromosomen und einer Aequationsteilung nach völliger Verschmelzung derselben kein Wesensunterschied, und es ließe sich wohl denken, daß innerhalb der Organismenwelt verschiedene Stufen repräsentiert sein könnten, zuerst vielleicht eine Kopulation ohne Substanz austausch, nur von teilungsmechanischer Bedeutung (*Ophryotrocha*, KORSCHOLT 1895), dann die mehr in-

time parallele Konjugation mit Steigerung bis zur völligen Verschmelzung der Chromosomen.

Eine Doppelheit der Chromosomen ist auch schon früher beobachtet worden, von VAN BÈNEDEN (1883) in der Anaphase der ersten Furchungsteilung bei *Asc. meg.* und von FLEMMING (1887) ausnahmsweise auch in den Gewebezellen bei Amphibien. In einer eben erschienenen Mitteilung von MARCUS (1905) wird auch bei *Asc. mystax* eine Doppelheit der Chromosomen der Vorkerne beschrieben. Dieselben sollen aber hier durch Vierteilung von „Oktaden“ entstanden sein, in einer solchen Weise, „daß kein Zweifel sein kann, daß eine echte Reduktion im Sinne WEISMANN'S stattgefunden hat“.

Ob diese Auffassung in den Verhältnissen bei *Ascaris* eine wirkliche Stütze findet, läßt sich aus der kurzen Mitteilung nicht ersehen; wenn aber der Verfasser auch meine Befunde bei *Enterixenos* in ähnlicher Weise deuten möchte, dann muß ich bestimmt hervorheben, daß seine Auffassung sich mit meinen, schon in der vorläufigen Mitteilung (1905) beschriebenen Resultaten in keiner Weise vereinigen läßt.

E. Das Verhältnis zwischen Chromosomen und Nukleolen.

Bei der obigen Beschreibung der Reifungsteilungen bei *Enterixenos* sind die Nukleolen nur wenig berücksichtigt worden. Ich möchte daher hier kurz meine Befunde in Betreff des Verhältnisses zwischen Chromosomen und Nukleolen zusammenstellen, wenn ich auch keine speziell auf die Nukleolen gerichteten Untersuchungen vorgenommen habe.

Bei der Betrachtung der nacheinander folgenden Generationen der Keimzellen haben wir gefunden, daß die Nukleolen in ihrer Existenz zur Kernbildung in einem gewissen Verhältnis stehen, indem sie in jeder Zellgeneration bald nach dem Auftreten der Kernvakuole gebildet werden und wieder vor der Auflösung der Kernmembran plötzlich verschwinden.

In der kurzen Pause zwischen den beiden Reifungsteilungen zeigen sich jedoch keine Nukleolen, trotzdem in den männlichen Keimzellen auch diesmal eine Kernvakuole gebildet wird. Der Kern dieser Zellgeneration, der Spermatocyten II, unterscheidet sich aber auch dadurch von dem gewöhnlichen Verhalten, daß die

Chromosomen noch innerhalb der Kernmembran ihre morphologische Begrenzung bewahren. Und es scheint aus mehreren Tatsachen sicher hervorzugehen, daß Nukleolen und Chromosomen in ihrem Auftreten voneinander abhängig sind.

Bei *Enteroxenos* findet sich typisch nur ein Nucleolus in jedem ausgewachsenen Kern. Derselbe kann aber in zwei verschiedenen Weisen entstehen, entweder in einem Knotenpunkt des Kerngerüsts (Fig. 18, 31—32, 157), oder, wie es in beiden Vorkernen der Fall ist, in größerer Anzahl und in Verbindung mit den einzelnen Chromosomen (Fig. 145 b—c). In beiden Fällen scheint es sicher, daß die Nukleolen als Ausscheidungsprodukte der Chromosomen aufzufassen sind. Es fragt sich nun, ob sie als eine Art Exkrete keine Rolle mehr zu spielen haben, oder ob sie für die Zelle und speziell für das Leben der Chromosomen von weiterer Bedeutung sind.

Gegen die erstere Annahme sprechen die auffallenden chemischen Umbildungen, die sich in der Vakuolisierung des Nucleolus erkennbar machen, sowie sein starkes Wachstum in den Oocyten I; auch nachdem der Nucleolus im Wachstumskern von seiner Verbindung mit den Chromatinfäden gelöst und in das Innere des Kerns hineingesunken ist, nimmt er noch fortwährend an Größe zu (vergl. Fig. 48 u. 55).

Es scheint auch sehr wahrscheinlich, daß die Chromosomenbildung wieder von der Auflösung des Nucleolus abhängig ist. Dies ist doch nicht so zu verstehen, daß die Chromosomen aus dem Nucleolus ihren Ursprung nehmen sollten; denn die Kontinuität der Chromatinsubstanz läßt sich in jeder Zellgeneration ohne Schwierigkeit verfolgen. Aber die Kontraktion der chromatischen Fädchen und das Auftreten der Zwischensubstanz der Chromosomen tritt in sämtlichen von mir untersuchten Zellgenerationen bald nach der Auflösung des Nucleolus ein und scheint mit derselben in ursächlicher Verbindung zu stehen (Fig. 21—23, 50—59, 94—97, 163—166). In den Oocyten I ist es besonders auffallend, wie die beiden Komponenten eines Doppelfadens vor diesem Stadium deutlich voneinander getrennt sind und sogar oft erheblich auseinanderweichen können; bald nach dem Verschwinden des Nucleolus aber werden sie durch die als Kittmasse dienende Zwischensubstanz dicht miteinander verbunden.

Nach dem Obigen würde ich mir das Verhältnis zwischen Chromosomen und Nukleolen in folgender Weise vorstellen: Am

Ende jeder Teilung werden innerhalb der jungen Kernvakuolen aus den Chromosomen gewisse Stoffe ausgeschieden, die zur Bildung eines Nucleolus zusammenfließen. Das typische Verhalten ist, daß die Nukleolenbildung erst nach dem Erscheinen eines Kernnetzes einsetzt; die ausgeschiedenen Stoffe sammeln sich dann in einem Knotenpunkt des Netzwerkes. In den Vorkernen aber kann man schon auf einem Stadium, wo die einzelnen Chromosomen noch erkennbar sind, die Nukleolenbildung wahrnehmen, und zwar als tropfenförmige Anschwellungen an den Chromosomen (Fig. 145b n)¹⁾. Später fließen jedoch auch hier die getrennten Anlagen zu größeren Nukleolen zusammen (Fig. 145c), die sich endlich zu einem einzigen vereinigen (Fig. 91—94).

Die Nukleolen scheinen die Fähigkeit zu haben, auch aus dem Kernsaft gewisse Stoffe aufzunehmen, wodurch sie stark anwachsen können. Innerhalb derselben finden chemische Veränderungen statt, die sich in einer Vakuolisierung der Nucleolussubstanz Ausdruck geben, und als Endprodukt dieser chemischen Umsetzungen wird dann zuletzt im Innern des Nucleolus eine Substanz vorliegen, die für die Chromosomenbildung von Bedeutung ist.

Diese Substanz ist in den an Zahl und Größe zunehmenden Vakuolen des Nucleolus enthalten; sie wird aber nicht direkt auf die Chromosomen übergeführt, sondern nur bei der Auflösung (Explosion?) des Nucleolus mit dem Kernsaft vermischt. Aus diesem wird sie dann wieder von den Chromatinfäden aufgenommen und in die Zwischensubstanz umgebildet, die bei der Kontraktion und Ausformung der Chromosomen eine wesentliche Rolle spielt.

Nach vollendeter Teilung wird dann wieder diese Substanz, nebst anderen Stoffen, von den Chromosomen ausgeschieden, um während der Kernruhe innerhalb des Nucleolus chemisch verarbeitet und für die folgende Teilung bereit gehalten zu werden.

Zu Gunsten dieser Annahme, daß die Zwischensubstanz der Chromosomen aus dem Nucleolus herstamme, spricht auch die Tatsache, daß eben in den Oocyten I, wo die Vakuolenbildung im Nucleolus ungemein stark war, auch die Zwischensubstanz eine außerordentliche Entwicklung zeigt.

Zwischen beiden Reifungsteilungen werden keine Nukleolen gebildet; nur wird, wie wir gesehen haben, die Zwischensubstanz

1) Ein ähnliches Entstehen der Nukleolen ist von BOVERI (1888) auch in den Vorkernen bei *Ascaris* beschrieben worden.

der Chromosomen abgegeben, aber nach einer kurzen Ruhepause anscheinend wieder von denselben aufgenommen. Das verfrühte Auftreten von Nukleolen bei der Vorkernbildung mag wohl mit ihrem völligen Fehlen bei dem vorhergehenden Ruhestadium in Zusammenhang stehen.

Kap. IV. Umbildung der Spermatiden in Spermien.

Mit dem Abschluß der Reifungsteilungen ist die Entwicklung der weiblichen Keimzellen, deren spezielle Differenzierung in einer früheren Zellgeneration vor sich gegangen ist, vollendet, diejenige der männlichen aber nicht. Die aus der zweiten Reifungsteilung entstammenden Spermatiden haben noch eingreifende Veränderungen zu erleiden, um in die befruchtungsfähigen Spermien umgebildet zu werden. Diese Umbildung der Spermatiden wurde schon in einer vorläufigen Mitteilung (1904) beschrieben; ich werde daher hier nur an der Hand einer größeren Anzahl von Abbildungen (Taf. XXIII, Fig. 178–201) die Hauptpunkte meiner Befunde etwas näher erörtern.

Enteroxenos bildet für eine Untersuchung der Spermien insofern kein günstiges Objekt, als die Untersuchung von lebendem Material mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Die Hodenanlage ist so klein, und die Tiere sterben, nachdem sie aus dem Wirtstiere herausgenommen sind, so bald ab, daß es kaum möglich ist, eine systematische Untersuchung lebender Zellen vorzunehmen. Man muß nur jedesmal diejenigen Stadien rasch abbilden, die einem zufällig zu Gesicht kommen. Da auch das Einsammeln des Materials oft mit Schwierigkeiten verbunden ist, habe ich es nicht für zweckentsprechend gehalten, auf diesen Punkt großes Gewicht zu legen.

Der ungenügende Zugang von lebendem Material hat sich in zwei Richtungen besonders bemerkbar gemacht, erstens in Bezug auf die cytoplasmatischen Bestandteile der Spermien, die Mitochondrien und das Perforatorium, zweitens auch in Bezug auf ihre äußere Form, besonders auf den späteren Umbildungsstadien. Die Bilder verschieden fixierter Präparate unterscheiden sich nämlich in diesen Punkten so sehr voneinander, daß es sich nur durch eine eingehende Kontrolle mit lebendem Material feststellen ließe, welche Bilder den wirklichen Verhältnissen am nächsten liegen.

Dies zeigt sich deutlich bei Betrachtung einer Reihe Abbildungen von nahezu reifen Spermien, die in verschiedener Weise

fixiert sind, Fig. 196 aus ZENKER-, Fig. 198—199 aus FLEMMING-Fig. 200—201 aus HERMANN-Material. Die letzteren unterscheiden sich sehr wenig von den lebenden Spermien, doch läßt sich eine schwache Kontraktion ihres Kopfes spüren, und diese Kontraktion steigt nach der Behandlung mit FLEMMINGS und ZENKERS Flüssigkeiten bis zur völligen Entstellung der Spermien. Nach Behandlung mit Sublimatessig war die Kontraktion noch mehr auffallend als in dem ZENKER-Material (s. Textfig. B, p. 249); der Kopf der Spermien war völlig kugelrund und das Perforatorium entweder ganz vom Kopf abgelöst oder saß nur noch als kleines Anhängsel daran¹⁾).

Meine Untersuchung konnte also über die erwähnten Punkte keine sicheren Aufschlüsse geben. Dagegen stimmen alle meine Präparate in Betreff der für diese Arbeit viel wichtigeren Fragen über die Umbildungen des Chromatins und der Centrosomen überein, einerlei, ob sie in Sublimat- oder Osmiumgemischen fixiert sind, ob sie die Mitochondrien zum Vorschein bringen oder nicht. Ich glaube daher über diese Punkte sichere Resultate erreicht zu haben; die folgende Darstellung wird auch hauptsächlich darauf gerichtet sein, das Schicksal des Kernes und der Centrosomen der Spermatiden zu erörtern.

Der Verlauf der Spermatocyteilungen wurde schon in einem früheren Kapitel kurz behandelt, und wir haben daselbst auch das erste Entstehen der Spermatiden als ganz typische, mit den auch anderen Zellgenerationen zukommenden Bestandteilen versehene Zellen verfolgen können (Fig. 176—177).

Die jungen Spermatiden sind gewöhnlich durch ihren großen, stark angeschwollenen Kern mit peripher gelagerten Chromosomen leicht erkennbar (Fig. 16 *Spt*, Fig. 177, 180, 181). Das Cytoplasma umgibt als eine verhältnismäßig dünne Kugelschale den Kern. An der einen Seite des Kernes sieht man eine Verdichtung des Cytoplasma, die Sphäre (Fig. 177), die aber nicht scharf

1) Wenn ich trotz der starken Kontraktion der Spermien nach Behandlung mit ZENKERScher Flüssigkeit doch eine Serie dieses Materials meinen Abbildungen der Spermatiden zu Grunde gelegt habe (Fig. 178—201), so ist dies in dem verschiedenen Färbungsvermögen des Materials begründet. Die Färbung mit Eisenhämatoxylin gelingt nämlich nach HERMANN-Fixation nur sehr schlecht; einzelne Stadien werden überhaupt nicht gefärbt und sind also hier völlig unzugänglich. Und da die äußeren Formverhältnisse für mich weniger Interesse hatten als die inneren Umbildungen, habe ich das ZENKER-Material vorgezogen.

begrenzt ist; die Centrosomen sind innerhalb derselben zu suchen (Fig. 177, 179 *C*) und die Mitochondrien in ihrer nächsten Umgebung (Fig. 178—180, 186 *M*).

Wie schon oben erwähnt, behalten die Centrosomen in den Spermatiden nicht diejenige Lage bei, die sie während der letzten Reifungsteilung eingenommen haben, sondern sie werden durch die Kontraktion der Zentralspindel einander etwas genähert (Fig. 176). Die Lage der Centrosomen in der Spermatide scheint somit nicht von vornherein bestimmt; sie bleiben eben da liegen, wo sie bei der Auflösung der Zentralspindel angelangt waren. Wenn aber dies geschehen ist, dann scheint auch damit die zukünftige Lage aller anderen Bestandteile der Spermien gegeben. Sie scheinen nämlich in ihrem weiteren Verhalten von den Centrosomen abhängig zu sein, und die Stelle der Spermatiden, wo die Centrosomen sich befinden, kann schon von vornherein als der hintere Pol derselben bezeichnet werden.

Wir werden im folgenden die Umbildungen der einzelnen Bestandteile der Spermatiden getrennt betrachten.

Der Kern. Bei der zweiten Reifungsteilung treten in jeden Tochterkern 17 Chromosomen hinein, um die sich eine rasch wachsende Kernvakuole bildet (Fig. 176). In diesem Kern ist, wie auch auf dem entsprechenden Stadium der weiblichen Keimzellen, eine Doppelheit der Chromosomen zuerst erkennbar; aber bald werden die Chromosomen so stark umgebildet, daß jede Spur ihrer früheren Struktur verschwindet.

Sie werden zuerst unregelmäßig über die innere Kernoberfläche zerstreut, sammeln sich aber bald am hinteren Kernpol. Die Chromatinsubstanz löst sich hier zu einer allem Anschein nach zähflüssigen Masse auf, die die hintere Hälfte des Kernes dicht anfüllt (Fig. 179, 182). Seine vordere Hälfte ist dagegen ganz hell und scheint mit hyalinem Kernsaft angefüllt.

Bald aber nimmt das Kernvolumen ab, indem sich eine Verringerung in der Menge des Kernsaftes zeigt. Der vordere helle Teil des Kernes nimmt dadurch fortwährend an Größe ab (Fig. 184—185), und zuletzt findet man den jetzt relativ kleinen Kern ganz mit der durch Eisenhämatoxylin grau gefärbten Chromatinsubstanz angefüllt (Fig. 186—188).

Während dieser Zeit erfolgt augenscheinlich auch eine Konzentration des Chromatins, was sich durch eine erhöhte Färbungsfähigkeit kundgibt, und zwar wird dieser Prozeß an der Peripherie des Kernes eingeleitet (Fig. 189). Die Konzentration scheint

nicht ganz gleichmäßig zu geschehen, und der Kern hat daher auf diesen Stadien oft ein eigentümliches mosaikartiges Aussehen (Fig. 190—191). Bald wird aber die ganze Grenzschicht des Kernes verdichtet und — in ZENKER-Präparaten — von Eisen-hämatoxylin völlig schwarz gefärbt, während das Innere derselben heller erscheint (Fig. 192—196).

Während diese Umbildungen im Inneren des Kernes vor sich gegangen sind, hat er auch seine endliche äußere Form angenommen. Wie schon oben erwähnt, geben aber meine Abbildungen über diesen Punkt keine sicheren Aufschlüsse, und ich kann nur auf das endliche Resultat der Formveränderungen hinweisen, das in den HERMANN-Präparaten (Fig. 200—201) zu Tage tritt.

Der schmal-ovale Kern ist hier am hinteren Ende schwach verbreitert, während er nach vorn in das kegelförmig zugespitzte Perforatorium kontinuierlich übergeht. Der Kern wird in HERMANN-Präparaten hellbräunlich gefärbt, doch sieht man peripher am hinteren Ende desselben gewöhnlich ein Paar dunkler gefärbte Streifen (Fig. 201), die doch in ihrem Auftreten nicht ganz konstant sind.

Eine Eigentümlichkeit der völlig reifen Spermien ist eine kleine, stark lichtbrechende Blase, die asymmetrisch in der vorderen Hälfte des Kernes liegt (Fig. 201 b) und die auf früheren Stadien nicht wahrnehmbar ist.

Centrosomen¹⁾. Nach der Trennung der aus einer Spermatocyte stammenden Spermatiden liegen die Centrosomen nahe der Zellmembran, und zwar so, daß ihre Verbindungslinie senkrecht auf der Oberfläche der Zelle steht. Das äußere, distale, Centrosoma berührt die Zellmembran, und von der Berührungsstelle wächst bald ein dünner und zunächst auch ganz kurzer Schwanzfaden über die Zelloberfläche hinaus hervor (Fig. 177, 179).

Bald werden auch die Centrosomen selbst in einer Weise umgebildet, die sie als Grundlage für die charakteristische Ausformung des ganzen Mittelstückes der Spermien dienen läßt.

Das distale Centrosoma gibt seine kugelige Gestalt auf und wächst zu einem Stäbchen aus, das sich mit Beibehaltung

1) In meiner vorläufigen Mitteilung (1904) habe ich mit MEVES die Doppelkörnchen der Spermatiden als „Zentralkörnchen“ bezeichnet. In Uebereinstimmung mit meinen Erörterungen im vorigen Kapitel werde ich sie jedoch hier mit dem richtigeren Namen „Centrosomen“ benennen.

seiner Ansatzstelle an der Zellmembran gegen den hinteren Pol des Kernes hinein verlängert (Fig. 180—182). Es bildet somit die Grundlage für den Achsenfaden der Spermien.

Das Hervordrängen des Achsenfadens hört mit seiner Berührung der Kernmembran noch nicht auf, sondern er scheint noch eine Strecke in den Kern hineinzuwachsen¹⁾ (Fig. 183, 185).

Am hinteren Kernpol bildet sich um die Eintrittsstelle des Achsenfadens herum eine ringförmige Verdichtung der Kernmembran (Fig. 186), die bald als eine kompakte Platte den Achsenfaden dicht umschließt (Fig. 187—189). Dadurch scheint der Achsenfaden an seiner Eintrittsstelle in den Kern fixiert, und sein weiteres Wachstum muß sich daher in einer Verlängerung seines außerhalb des Kernes liegenden Teiles Ausdruck geben. Das hintere Ende des Achsenfadens ist aber auch schon fixiert, und zwar an der Zellmembran; bei seinem rasch vorschreitenden Wachstum wird daher das Cytoplasma um den Achsenfaden herum zipfelförmig ausgezogen (Fig. 190—194).

Gleichzeitig mit der Bildung des Achsenfadens ist auch das proximale Centrosom in eigentümlicher Weise umgebildet worden.

Es wird schon früh in 2 Körnchen geteilt (Fig. 180—181), zwischen denen der Achsenfaden in die Zelle hineinwächst (Fig. 182). Nach der ersten Teilung folgt bald eine zweite, und bei günstiger Lage der Spermatiden sieht man auf wenig späteren Stadien um den Achsenfaden herum 4 Körnchen, die als die Ecken eines winzigen Quadrates hervortreten (Fig. 183—185).

Die Entstehung dieser 4 Körnchen, die ich als Ringkörnchen bezeichnet habe (1904), aus den 2 primären habe ich zwar nicht durch direkte Beobachtung feststellen können. Doch läßt sich, glaube ich, in keiner anderen Weise der Uebergang von dem Stadium der Fig. 181 zu demjenigen der Fig. 183 erklären. Die Untersuchung der Centrosomen ist auf diesem Stadium mit großen Schwierigkeiten verbunden. Der Abstand zwischen dem hinteren Kernpol und der Zellmembran ist noch recht kurz, und die Centrosomenderivate sind überhaupt nur bei günstiger Lage der Spermatiden einer näheren Analyse zugänglich; es war mir daher auch nicht möglich, zu entscheiden, ob in

1) Ob er dabei die Kernmembran vor sich her schiebt und also von derselben bedeckt wird, oder ob er die Membran durchdringt, läßt sich in meinen Präparaten nicht entscheiden.

Stadien wie Fig. 182 nur 2 Körnchen vorhanden sind, oder 4, die sich in der Weise decken, daß nur 2 sichtbar sind. Doch finde ich es wahrscheinlich, daß die zweite Teilung des proximalen Centrosoma gleich nach der ersten folgt, wenn die Körnchen noch dicht aneinander gelagert sind.

Wie dem nun auch sein mag, sicher ist es, daß von dem Stadium der Figg. 183, 184 an, der Achsenfaden immer von dem erwähnten kleinen Körnchenquadrat umgeben ist. Bald zeigt sich auch ein System sehr feiner, cytoplasmatischer Fädchen, die eine Verbindung zwischen den 4 Ringkörnchen, sowie auch zwischen jedem von diesen und den beiden Enden des Achsenfadens bilden (Fig. 185—194). Wie schon in der vorläufigen Mitteilung erwähnt, glaube ich, daß diese Fädchen cytoplasmatischen Ursprungs sind, daß sie aber unter Einwirkung der Centrosomenderivate entstanden sind; darauf deutet die völlige Abhängigkeit ihrer Anordnung von der Stellung der Ringkörnchen hin.

Während der weiteren Entwicklung der Spermatiden behalten die Fädchen ihre Insertionspunkte an den Ringkörnchen und dem Achsenfaden, und das Fadensystem muß dann auch mit dem letzteren in die Länge wachsen. Dabei wird der Abstand des Körnchenquadrats von der Kernmembran kaum verlängert, sondern die ganze Größenzunahme fällt auf den hinteren Teil des Fadensystems (Fig. 187—194). Ausnahmsweise habe ich auch Spermatiden gefunden, in denen keine Ringkörnchen sichtbar waren (Fig. 192); die Fädchen sind aber auch hier normal entwickelt, und es ist wahrscheinlich, daß die Körnchen zwar auch hier vorhanden sind, daß sie aber dem Kern zu dicht anliegen, um als selbständige Gebilde wahrnehmbar zu sein.

Das cytoplasmatische Fadensystem bildet um den Achsenfaden herum ein zuerst offenes Gerüst, das aber auf späteren Stadien in eine zusammenhängende *Umhüllungs-membran* umgebildet wird, die eine Zeitlang die vierseitige Form des Fadensystems behält (Fig. 197b). Durch diese Umhüllungs-membran wird eine innere Lage von mehr homogenem Cytoplasma von dem äußeren mehr körnigen getrennt, und es wird auch durch diese Membran die äußere Begrenzung des Mittelstückes der Spermien bezeichnet.

Die 4 Ringkörnchen, die auf späteren Stadien immer weniger hervortreten, bleiben voneinander getrennt bis zu einem Stadium, wo die Spermien bereit sind, aus dem überflüssigen Cytoplasma der Spermatiden auszuwandern (Fig. 196a). Dann werden sie um

den Achsenfaden dicht zusammengezogen und bilden, wahrscheinlich unter Anlagerung der Mitochondrien, eine ringförmige Platte, die den Hals der Spermien von ihrem Mittelstück trennt (Fig. 196b *R*).

Mitochondrien. Obgleich ich, wie schon oben erwähnt, in Betreff der Mitochondrien keine ganz befriedigenden Resultate erreicht habe, möchte ich doch ihr Verhalten in der in Figg. 178–197 eben abgebildeten Serie mit einigen Worten besprechen. Die Bilder dieser Serie sind insofern auch in Betreff der Mitochondrien zuverlässig, als dieselben während der Reifungsteilungen (Fig. 198 *M*) hier genau dieselbe Größe und Form haben wie in den lebenden Zellen.

In den jungen Spermatiden werden die Mitochondrien in einem Haufen um die Sphäre herum vorgefunden; später werden sie aber außerhalb des Zentralapparates der Spermatide in einer tonnenförmigen Lage eingeordnet (Fig. 186), oder sie werden über einen größeren Raum der Zelle unregelmäßig zerstreut (Fig. 187 bis 188). Sie sind jedoch immer nur außerhalb der Umhüllungsmembran zu finden, und scheinen mit der vorschreitenden Entwicklung der Spermatide immer feinkörniger zu werden.

Es folgen nun mehrere Stadien (Fig. 190–193), in denen die Mitochondrien in meinen Präparaten völlig unsichtbar sind; entweder müssen sie hier so fein im Cytoplasma verteilt sein, daß sie unter den Körnchen desselben nicht erkennbar sind, oder ihre chemische Zusammensetzung muß verändert sein, so daß sie eben auf diesen Stadien leichter aufgelöst werden als früher.

Auf dem Stadium der Fig. 195 kommen jedoch außerhalb der Umhüllungsmembran wieder eine Menge ganz feiner Körnchen zum Vorschein, und zwar jetzt in bestimmter Anordnung, indem sie der Umhüllungsmembran dicht angelagert werden. Diese Anlagerung findet zuerst am hinteren Ende des Mittelstückes statt (Fig. 194), und von dieser Stelle an breitet sich die „chondriogene Hülle“ (BENDA) in Form eines Spiralfadens nach vorn zu aus (Fig. 195–198). Der Spiralfaden tritt besonders nach Fixierung in FLEMMINGScher Flüssigkeit deutlich hervor, doch kaum so scharf, wie er in den beiden Abbildungen Fig. 189–199 ausgefallen ist.

Trotzdem ich, wie aus dem Obigen hervorgeht, die Mitochondrien nicht bis zur Bildung des Spiralfadens kontinuierlich verfolgen konnte, glaube ich doch in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen von BENDA (1897–1902) eine Kontinuität zwischen beiden voraussetzen zu dürfen. Diese Annahme erhält auch in

meinen Präparaten eine — zwar negative — Bestätigung; in Fig. 200 und 201 nämlich, die aus einer mitochondrienfreien Serie genommen sind, ist, wie man sieht, auch keine Spur eines Spiralfadens vorhanden.

Perforatorium. In Betreff des ersten Ursprungs des Perforatoriums kann ich nur sagen, daß es aus den nächsten Umgebungen der Centrosomen her stammt, also sehr wahrscheinlich aus der Sphäre. Sowohl im lebenden als im fixierten Material habe ich mehrmals in den jungen Spermatiden ein bläschenförmiges Gebilde in unmittelbarer Nähe des Sphärenapparates vorgefunden (Fig. 182). Dasselbe wird auf späteren Stadien immer näher an dem vorderen Kernpol angetroffen, und überall scheint es sich der Kernmembran dicht anzuschmiegen (Fig. 184—188). Am vorderen Kernpol angelangt, bleibt das Bläschen liegen und bildet sich hier in das schmal-kegelförmig ausgezogene Perforatorium der reifen Spermien um (Fig. 195—201 *P*). Wie oben erwähnt, lassen sich die einzelnen Schritte dieser Umbildung in meinen Präparaten nur schlecht verfolgen, und ich darf nicht behaupten, daß meine Abbildungen in Betreff der Form des Perforatoriums immer die wahren Verhältnisse wiedergeben.

Wir haben im obigen die Entstehung aller charakteristischen Teile der Spermien verfolgt. Ihr Kopf ging unter eigentümlicher Umbildung der Chromatinsubstanz direkt aus dem Kern der Spermatide hervor, das Perforatorium wurde aus ihrer Sphäre herausdifferenziert; das distale Centrosoma der Spermatide wurde in den Achsenfaden des Mittelstückes umgebildet, und die 4 Ringkörnchen, die durch zweimalige Teilung des proximalen Centrosoma hervorgingen, dienten als Grundlage für die Bildung einer Umhüllungsmembran um den Hals und das Mittelstück der Spermien. Die Mitochondrien endlich, die außerhalb dieser Membran ihre Lage hatten, gingen wahrscheinlich in die Bildung eines Spiralfadens hinein.

Es ist jetzt nur noch das Schicksal des übriggebliebenen Cytoplasma der Spermatide zu verfolgen. Nach der Bildung der Umhüllungsmembran scheinen die Spermien innerhalb des zähflüssigen Cytoplasma schon ein selbständiges Dasein zu führen, indem sie daselbst lebhaft schlängelnde Bewegungen ausführen können. Durch solche Bewegungen arbeiten sie sich zuletzt aus dem Cytoplasma heraus, meistens mit dem Kopf voran (Fig. 195), doch auch zuweilen rückwärts (Fig. 198). Nach dem Auswandern

der Spermien runden sich die Cytoplasmaballen ab (Fig. 201a *Cp*), und im reifen Hoden werden große Mengen von kernlosen Cytoplasmakugeln vorgefunden, die mehr oder weniger deutlich in Zerfall begriffen sind.

Die reifen Spermien zeigen eine außerordentlich rasche, schlängelnde Bewegung des Mittelstückes, während der lange Schwanzfaden anscheinend mehr passiv mitgezogen wird. Bei der Betrachtung lebender Spermien habe ich mehrmals wahrgenommen, daß sie plötzlich in der Halsregion umgebogen werden können, so daß Kopf und Mittelstück einander dicht genähert werden¹⁾. Bei dieser Umbiegung tritt die Halsregion oft sehr deutlich als aufgeschwollene Blase hervor, und ausnahmsweise habe ich auch in normal ausgestreckten Spermien eine ähnliche blasenförmige Erweiterung dieser Region gefunden (Fig. 198 *H*).

Aus meiner obigen Beschreibung der Umbildung der Spermatiden scheint es hervorzugehen, daß keine cytoplasmatische Verbindung zwischen dem Perforatorium einerseits und dem Hals und Mittelstück andererseits bestehe. In der Tat ist auch weder an den lebenden Spermien noch an gut fixiertem Material eine solche Verbindung nachweisbar. Und doch glaube ich, nach den Bildern einiger stark kontrahierten Spermien zu urteilen (Fig. 197a), daß ein dünner Cytoplasmastrang an der einen Seite des Kernes von der Basis des Perforatoriums zum Hals hinunterläuft.

Unsere Kenntnis zur Histogenese der Spermien ist in den letzten Jahren durch Arbeiten von BENDA (1897—98, 1902), v. LENHOSSÉK (1898), MEVES (1897—99, 1900, 1902b u. c) u. A. stark gefördert worden; besonders hat der letztere Forscher, sowohl durch eigene Untersuchungen als auch durch seine ausgezeichneten Zusammenstellungen der Ergebnisse anderer Autoren, in hohem Grade dazu beigetragen, gewisse allgemein gültige Hauptzüge in der Spermiogenese klarzustellen.

Wo genügende Untersuchungen vorliegen, lassen sich bei Wirbeltieren, sowie bei Wirbellosen, immer die charakteristischen Bestandteile der Spermien auch auf bestimmte Teile der Spermatiden zurückführen, der Kopf der Spermien auf den Kern der Spermatiden, das Perforatorium auf den Sphärenapparat; die

1) Diese Bewegung ist vielleicht als ein Absterbungsphänomen zu betrachten; jedenfalls habe ich nie solche Spermien sich wieder aufrichten sehen.

Centrosomen bilden die Grundlage des Mittelstückes, und von den Mitochondrien wird eine Hülle um dasselbe herum geliefert. Wie man sieht, genau dieselbe Zurückführung, die auch für *Enteroxenos* Geltung findet.

In Betreff der feineren Ausformung des Mittelstückes zeigen sich jedoch bei *Enteroxenos* gewisse Eigentümlichkeiten, die unter den bis jetzt beschriebenen Verhältnissen bei anderen Tieren kein Seitenstück finden.

Die Umbildung der Centrosomen ist nämlich in vielen Fällen bei den Wirbeltieren und auch bei den Mollusken (v. KORFF 1899) so beschrieben worden, daß der Achsenfaden des Mittelstückes aus dem proximalen Centrosoma hervorgehen soll; das distale Centrosom dagegen wird, nachdem der Schwanzfaden von seiner Berührungsstelle mit der Zellmembran ausgewachsen ist, in eine ringförmige Platte umgebildet, durch welche der Schwanzfaden passieren muß, um sich an das proximale Centrosom, den zukünftigen Achsenfaden, anzuheften.

Bei *Enteroxenos* war es mir aber nicht möglich, ein ähnliches Verhalten der Centrosomen zu konstatieren, obwohl ich gerade diesem Punkt eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet habe. Zwar wächst auch hier der Schwanzfaden von dem distalen Centrosoma aus; dasselbe bildet sich aber nicht zu einem Ring, sondern zu dem Achsenfaden des Mittelstückes um. Der Ring wird erst auf Umwegen aus dem proximalen Centrosoma geliefert, und ein Mitwirken des letzteren zur Bildung des Achsenfadens läßt sich auf keinem Stadium nachweisen.

Durch eingehendes Studium der früheren Untersuchungen über die Spermiogenese bei Mollusken, ich erwähne hier nur die Arbeiten von v. KORFF (1899) über *Helix* und von MEVES (1902) über *Paludina*, wird man doch auch finden, daß eben in Betreff der Umbildung der Centrosomen gewisse Fragen noch ihrer Lösung harren.

Bei *Helix*, wo übrigens keine große Ähnlichkeit mit den Bildern bei *Enteroxenos* besteht, werden in den jüngsten Spermatischen (v. KORFF 1899, p. 294) „drei Zentralkörper“ beschrieben, „welche die Ecken eines kleinen gleichschenkeligen Dreieckes bilden, dessen Basis der Zellwand parallel läuft; der an der Spitze des Dreieckes gelegene Zentralkörper liegt fest an der Zellwand“, also ein Bild, das mit dem in Fig. 180—181 dargestellten Stadium bei *Enteroxenos* sehr wohl übereinstimmen würde. Später findet

er aber (p. 295) „statt drei Zentralkörper nur zwei, deren Verbindungslinie zur Zellperipherie senkrecht gerichtet ist“.

Von dem distalen wächst dann (nach v. KORFF) der extracellulare Schwanzfaden aus, und während der proximale gegen den Kern hin sich verlängert, um den Achsenfaden zu bilden, wird der distale später zu einem Ring umgebildet.

So gut wie die Endresultate auch mit den von den Wirbeltieren bekannten Verhältnissen übereinstimmen, so ist doch hier gerade in den für die Homologie der einzelnen Teile so wichtigen Anfangsstadien eine Lücke vorhanden, die auch den Boden für weitere Schlußfolgerungen unsicher macht. Wie entstehen die drei Centrosomen der jungen Spermatiden? Und wie ist das Verschwinden des einen derselben zu erklären? Diese Fragen werden in der Arbeit von v. KORFF nicht erörtert.

Paludina vivipara, die in systematischer Hinsicht *Enteroxenos* nahesteht, zeigt sowohl in dem Bau (MEVES 1900, 1902, RETZIUS 1905) als auch in der Histogenese ihrer Spermien mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* eine durchgehende Uebereinstimmung.

Bei beiden Formen findet in den jungen Spermatiden keine Ringbildung statt, erst wenn sich die Spermien ihrer Reife nähern, tritt am vorderen Ende des Mittelstückes eine ringförmige Platte auf (Fig. 196b, Taf. XXIII; MEVES 1902b, Fig. 48 u. flg.). Der Achsenfaden wächst bei beiden von der hinteren Wand der Zelle ganz kontinuierlich gegen den Kern hin und eine Strecke in denselben hinein. Während aber bei *Enteroxenos* sein Entstehen aus dem distalen Centrosoma verfolgt werden konnte, wird von MEVES bei *Paludina* eine Zusammenwirkung beider Centrosomen bei dem Aufbau des Achsenfadens vorausgesetzt.

Wie schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1904) erwähnt, scheint mir doch die Darstellung von MEVES gerade über diesen Punkt nicht völlig einwandfrei. Seine Abbildungen lassen sich in der Tat ganz ungezwungen in derselben Weise deuten wie bei *Enteroxenos*, indem nämlich auch hier der Achsenfaden ausschließlich vom distalen Centrosoma zu entstehen scheint.

In Betreff des proximalen Centrosoma beschreibt MEVES (1902b, p. 24), wie es sich unter starker Abplattung dem hinteren Pol des Kernes anlagert, „dann aber wächst er (der Zentralkörper) zwischen den Stadien der Figg. 41 und 42, unter plötzlicher Umformung seiner Masse in die Oeffnung hinein, welche von den inzwischen einander stark genäherten Rändern der Chromatinblase

umschlossen wird. Er erscheint nunmehr als eine einfache Fortsetzung des von dem distalen Zentralkörper gebildeten Stabes; meistens ist er von diesem sogar überhaupt nicht abzugrenzen“.

Schon aus der hier zitierten Beschreibung, aber noch mehr aus den Abbildungen (Fig. 40—45) geht es hervor, daß die Annahme einer Zusammenwirkung beider Centrosomen bei dem Aufbau des Achsenfadens nicht auf direkter Beobachtung begründet ist. In den Abbildungen sieht man den Achsenfaden sich kontinuierlich in den Kern hinein verlängern, während das gegen die Kernmembran abgeplattete proximale Centrosoma nicht mehr sichtbar ist; nichts deutet aber darauf hin, daß diese beiden Tatsachen in ursächlicher Verbindung stehen. Auffallend ist es auch, daß man auf späteren Stadien (MEVES 1902 b, Fig. 48 u. flg.) wieder „dem hinteren stumpfen Pol des Kopfes einen mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren Ring aufliegen“ sieht, „der offenbar ein Zentralkörperderivat darstellt“; MEVES hat über dessen Entstehung „nichts ermitteln können“.

Läßt sich nicht vielleicht dieser Ring auf das proximale Centrosoma zurückführen, das genau dieselbe Lage hatte wie der Ring jetzt? Seine Unsichtbarkeit auf den zwischenliegenden Stadien ließe sich dann entweder durch eine Abnahme seiner Färbbarkeit erklären, oder durch seine dichte Anlagerung an den stark gefärbten Kern. Erst wenn die Färbbarkeit des letzteren genügend abgenommen hätte, könnte es dann wieder als selbständiges Gebilde hervortreten.

Wenn ich mit dieser Vermutung recht habe, dann würden auch in Bezug auf das proximale Centrosoma die Verhältnisse bei *Enteroxenos* und *Paludina* wohl übereinstimmen, indem es bei beiden Arten in die Bildung einer Ringplatte am vorderen Ende des Mittelstückes übergehen würde.

Bei *Enteroxenos* wurde jedoch dieser Ring nicht direkt aus dem proximalen Centrosoma gebildet, sondern es entstanden zuerst aus demselben vier getrennte Ringkörnchen, die als die Ecken eines Quadrates den Achsenfaden umgaben und erst später zur Bildung eines Ringes zusammentraten.

Ich habe schon in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnt, daß auch bei *Paludina* 4 Kügelchen in ähnlicher Anordnung bei den Spermien beschrieben worden sind, zuerst von M. v. BRUNN (1884) und später von MEVES (1900). v. BRUNNS Beschreibung von dem Verhalten dieser 4 Körnchen und ihrer Verbindung miteinander stimmt in auffallender Weise mit meinen Beobach-

tungen an *Enteroxenos* überein. Doch darf ich eine Identität beider Bildungen deswegen nicht sicher behaupten, weil die Körnchen bei *Enteroxenos* so außerordentlich klein sind, daß sie mit den von v. BRUNN benutzten Vergrößerungen kaum wahrnehmbar sein würden.

Die von MEVES (1900) beschriebenen Kügelchen, die nicht bei den reifen Spermien, sondern nur auf einem Uebergangsstadium in der Umbildung der Spermatiden vorkommen, sind aber keine Centrosomenderivate, sondern vielmehr als Umbildungsprodukte der Mitochondrien zu betrachten. Auch RETZIUS (1904—1905) hat bei einer Reihe niederer Tiere, besonders schön bei Polychäten und Lamellibranchiern, unter dem Namen „Nebenkernorgan“, eine kranzförmige Ansammlung von Mitochondrienkugeln beschrieben, die gleich hinter dem Kopf der reifen Spermie den austretenden Schwanzfaden umgeben.

Nach den übereinstimmenden Befunden der erwähnten Forscher würde vielleicht der Gedanke nahe liegen, daß die von mir bei *Enteroxenos* beschriebenen Körnchen auch als Mitochondrien-derivate anzusehen seien, anstatt — wie ich beschrieben habe — als Umbildungsprodukte des proximalen Centrosoma.

Ich habe auch selbst diese Frage zu erneuter Prüfung aufgenommen, doch mit dem Resultat, daß ich hier unbedingt meine frühere Anschauung aufrecht halten muß.

Die Ringkörnchen bei *Enteroxenos* sind im Verhältnis zu den von MEVES und RETZIUS beschriebenen Mitochondrienkugeln so außerordentlich klein, daß sie schon deswegen kaum mit diesen identifiziert werden dürften. Dazu kommt auch noch, daß sie eben in denjenigen Serien am besten hervortreten, wo die Mitochondrien völlig aufgelöst sind¹⁾ und endlich konnte, wie oben gezeigt wurde, mit so großer Sicherheit, wie es die Größe des Objektes erlaubt, die Entstehung der Ringkörnchen aus dem proximalen Centrosoma direkt verfolgt werden.

Doch ist die Ähnlichkeit in der Anordnung beider Gebilde so auffallend, daß der Gedanke an eine ursächliche Verbindung zwischen ihnen nahe liegt. Vielleicht könnten centrosomale Ringkörnchen als eine Art Zentralgebilde auch innerhalb der Mitochondrienkugeln anderer Arten vorhanden sein, was wohl mit dem

1) Hier bilden jedoch die HERMANN-Serien eine Ausnahme, indem hier die Ringkörnchen wegen der schlechten Färbung der Präparate nur schwach hervortreten.

sonstigen Verhalten der Mitochondrien den Centrosomen gegenüber übereinstimmen würde.

In Verbindung mit den Ringkörnchen konnte bei *Enteroxenos* auch das Entstehen einer Umhüllungsmembran um das Mittelstück herum verfolgt werden. Ich möchte hier noch die Frage berühren, ob eine solche auch bei anderen Tierformen beschrieben worden ist.

Spermien mit einem lang ausgezogenen Mittelstück kommen hauptsächlich nur bei höheren Tieren, Wirbeltieren und höheren Mollusken vor, und hier sind oft, unter den Namen „Schwanzblase“, „Schwanzkappe“, „Schwanzmanschette“ u. a., verschiedene Hüllbildungen um das Mittelstück herum beschrieben worden.

Die Beschreibungen gehen aber zum Teil weit auseinander, und ich finde es sehr wahrscheinlich, daß sie zum mindesten zwei verschiedene Bildungen umfassen.

Die eine ist die von v. LENHOSSÉK (1898) bei der Ratte und von MEVES (1899) beim Meerschweinchen eingehend beschriebene „Schwanzmanschette“¹⁾. Es ist dies eine vergängliche Bildung; sie wird in relativ großem Abstand von dem Achsenfaden angelegt und noch vor der Reifung der Spermien wieder abgeworfen. Diese Hülle hat mit der Umhüllungsmembran bei *Enteroxenos* nichts zu tun.

Eine andere Hüllbildung wird aber von BENDA (1897—1902) bei Säugetieren und bei Gastropoden beschrieben als eine „Schwanzblase“ oder „Schwanzkappe“, die den Achsenfaden des Mittelstückes umgibt und die ihrerseits wieder von einer „dicht gewundenen Spirale“ oder von einem „chondriogenen Mantel“ umgeben wird, ein Verhalten also, das mit demjenigen der Umhüllungsmembran bei *Enteroxenos* völlig übereinstimmt. Auch hier sieht man den Spiralfaden „stets durch einen schmalen cylindrischen, körnerfreien Raum von dem Achsenfaden getrennt“ (BENDA 1902, p. 756).

Ich glaube also nach den Angaben von BENDA in der Umhüllungsmembran von *Enteroxenos* einen auch bei anderen Tiergruppen vorkommenden Bestandteil der Spermien zu erkennen.

Bei Kenntnis des genetischen Aufbaues der Spermien würde es von großem Interesse sein, auch das Schicksal der einzelnen

1) Dieselbe ist wahrscheinlich schon früher von BENDA (1887) unter dem Namen „Schwanzkappe“ bei der Ratte beschrieben worden.

Bestandteile nach der Befruchtung zu verfolgen. Wie schon in der Einleitung erwähnt, kommen aber die für eine solche Untersuchung nötigen Stadien in meinem — Hunderte von Individuen zählenden — Material nicht vor, und nur mit großer Vorsicht läßt sich daher aus der Struktur der Spermien in Verbindung mit den Erscheinungen im befruchteten Ei über die Rolle der einzelnen Teile der Spermien eine Vermutung aussprechen.

Als Grundlage einer Arbeitshypothese möchte ich jedoch hier zuletzt eine Reihe von Tatsachen zusammenstellen, die für diese Frage von Bedeutung sein könnten.

Die Befruchtung geschieht bei *Enteroxenos* schon vor dem Anfang der Reifungsteilungen der Oocyte, und das Spermium kann an jeder beliebigen Stelle der Eioberfläche eindringen. Während der Reifungsteilungen wird dann von dem, ein kompaktes Chromatinklumpchen bildenden Spermakern, der Weg von dieser Stelle zu dem Eikern hin zurückgelegt, und wenn die zweite Polocyte von der Eizelle abgeschnürt worden ist, wird der Spermakern immer in unmittelbarer Nähe des Eikernes vorgefunden. Auf seinem Weg durch das Ei ist der Spermakern von einer oder mehreren kleinen Strahlungen begleitet die aber bei *Enteroxenos* wieder völlig verschwinden, ohne mit den Strahlungszentren der ersten Furchungsteilung in einer nachweisbaren Verbindung zu stehen. Erst später, nachdem die Vorkerne zu einer ansehnlichen Größe herangewachsen sind, kommen zwischen denselben die Centrosomen zum Vorschein, die bei der ersten Furchungsteilung in Wirksamkeit treten sollen, und die später auf die folgenden Zellgenerationen des Individuums vererbt werden.

Wie sind nun die im Ei auftretenden Sperminderivate auf die schon bekannten Bestandteile der heranreifenden Spermien zurückzuführen?

Daß der Kopf der Spermien, der direkt aus dem Kern der Spermatide hervorgegangen ist, auch ebenso direkt in den männlichen Vorkern übergehen wird, braucht hier nicht weiter ausgeführt zu werden. Die Frage gilt mehr dem Verhältnis zwischen den im Ei auftretenden Strahlungen und den Centrosomenderivaten der reifen Spermien.

Die Antwort auf diese Frage ist in dem Aufbau der Spermien selbst zu suchen. In Anbetracht der außerordentlichen Zweckmäßigkeit, die sich in der äußeren Form und dem sonstigen Verhalten der Spermien geltend macht, läßt sich wohl auch a priori

annehmen, daß jeder Bestandteil des stark gedrungenen Körpers seine bestimmte Aufgabe hat.

Das proximale Centrosoma der Spermatide spielt schon während der Spermiogenese eine wichtige Rolle, indem es durch seine zweimalige Teilung bei der Bildung der Umhüllungsmembran des Mittelstückes mitbeteiligt ist.

Das distale Centrosoma dagegen wächst während der Spermiogenese nur in die Länge, ohne in anderer Weise auf seine Umgebungen einen nachweisbaren Einfluß zu üben. Als Resultat dieses Wachstums erstreckt sich dasselbe in dem reifen Spermium kontinuierlich durch das ganze Mittelstück, den Hals und auch ein Stück in den Kopf hinein; es ist also in drei verschiedenen Abschnitten der Spermien vorhanden.

Es liegen aber auch für die reifen Spermien drei verschiedene Arbeiten vor, die jede auf einen Abschnitt dieses Centrosoma Beschlag legen könnten, nämlich: 1) die Bewegung der Spermien außerhalb des Eies; 2) die Bewegung des Spermakernes innerhalb desselben und 3) das Beitragen zur Bildung eines Furchungscentrosoma.

Die Bewegung der Spermien außerhalb des Eies, d. h. das Durchdringen der Hodenwand und die Zurücklegung der relativ langen Strecke bis zur Uterusmündung und weiter durch dieselbe hinein zu der Befruchtungsstelle im Ovidukt, dies alles repräsentiert eine große Kraftentfaltung der Spermien. Bei dieser Bewegung spielt, wie an den lebenden Spermien wahrgenommen werden konnte, das Mittelstück eine wesentliche Rolle, und sehr wahrscheinlich sind dabei beide Hauptteile desselben, der Achsenfaden und der Spiralfaden, von Bedeutung, vielleicht in der von BENDA (1902) postulierten Weise, indem der Achsenfaden das bewegungserregende Element bildet, während der Spiralfaden bzw. die chondriogene Hülle als motorisches Organ wirkt.

Bei dem Eindringen des Spermiums in das Ei ist die Aufgabe des Mittelstückes vollendet. Es geht außer- oder innerhalb der Eioberfläche zu Grunde, und auf der Wanderung innerhalb des Eies gegen den Eikern hin bewegt sich der Spermakern allein, ohne das Mittelstück. Er ist aber, wie oben erwähnt, auf dieser Wanderung von einer oder mehreren kleinen Strahlungen begleitet, die nach Erreichung des Zieles wieder verschwinden. Wo ist der Impuls zu diesen Strahlungen zu suchen? Schon bei der Besprechung der lebenden Spermien habe ich eine Erscheinung erwähnt, die für eine Beantwortung dieser Frage von Be-

deutung sein mag, nämlich die scharfe Knickung der Spermien in ihrer Halsregion. Eine solche Knickung mag die Einleitung zu einem vollständigen Abbrechen der Spermien an dieser Stelle bilden, wodurch die Trennung des Mittelstückes vom Kopf bewerkstelligt, und zur selben Zeit auch die in der Halsregion eingeschlossene Centrosomensubstanz freigemacht werden würde. Diese letztere würde dann eine Strahlung erregen können, die für den Spermakopf zwischen den dicht aneinander liegenden Dotterkugeln einen Weg bahnen könnte. Diese Strahlung ist immer sehr klein und hat mit dem Furchungscentrosoma anscheinend nichts zu tun.

Es ist aber noch ein dritter Teil des Spermacentrosoma vorhanden, derjenige nämlich, der innerhalb des noch ganz kompakten Kernes gelegen ist. Erst bei der Auflockerung des letzteren zur Bildung des männlichen Vorkernes wird dieser Teil des Centrosoma freigemacht und kann jetzt die dritte Aufgabe, das Beitragen zur Bildung eines Furchungscentrosoma, übernehmen. Es läßt sich bei *Enteroxenos* durch morphologische Untersuchungen kaum feststellen, ob das Furchungscentrosoma von dem Spermium allein geliefert wird, oder ob auch die schon früher im Ei vorhandene, jedoch diffus verteilte, Centrosomensubstanz dabei eine Rolle spielt.

Ich hoffe, bei einer späteren Gelegenheit auf die Frage nach der Funktion der verschiedenen Teile des Spermacentrosoma zurückzukommen und dann auch die Richtigkeit dieser in den Tatsachen noch nicht genügend begründeten Hypothese genauer zu prüfen.

Kristiania, Oktober 1905.

Literatur.

- AUERBACH, L., 1896, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. Jen. Zeitschr., Bd. XXX.
- BEHRENS, G., 1898, Die Reifung und Befruchtung des Forelleneies. Diss. Würzburg.
- BENDA, C., 1887, Untersuchungen über den Bau des funktionierenden Samenkanälchens einiger Säugetiere etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX.
- 1897, Neuere Mitteilungen über die Histiogenese der Säugetierspermatozoen. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt.
- 1898, Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertbraten. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt.
- 1902, Die Mitochondria. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. XII.
- BENEDEN, E., VAN, 1883, Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. Arch. de Biol., T. IV.
- et JULIN, CH., 1884, La spermatogenèse chez l'Ascaride mégalo-céphale. Bull. de l'Acad. roy. de Belg., Sér. 3, T. VII.
- et NEYT, A., 1887, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride még. Bull. de l'Acad. roy. de Belg., Sér. 3, T. XIV.
- BIONDI, D., 1885, Die Entwicklung der Spermatozoiden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV.
- BLOMFIELD, J. E., 1881, The Development of the Spermatozoa. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XX.
- BONNEVIE, KR., 1901, Ueber Chromatindiminution bei Nematoden. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVI.
- 1902 a, *Enteroxenos östergreni*, ein neuer, in Holothurien schmarotzender Parasit. Zool. Jahrb., Bd. XV.
- 1902 b, Abnormitäten in der Furchung von *Asc. lumbricoides*. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII.
- 1904, Zur Kenntnis der Spermiogenese bei den Gastropoden (*Enteroxenos östergreni*). Biol. Centralbl., Bd. XXIV.
- 1905, Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*, I, II. Anat. Anz., Bd. XXVI.

- BORN, G., 1894, Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton taeniatus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII.
- BOVERI TH., 1887 a, Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris meg.* Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. III.
- 1887 b, Zellenstudien. I. Die Bildung der Richtungskörper bei *Asc. meg.* und *Asc. lumbr.* Jena.
- 1888, Zellenstudien. II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Asc. meg.* Jena.
- 1890, Zellenstudien. III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena.
- 1892, Befruchtung. Ergebn. d. Anat. u. Entw., Bd. I.
- 1895, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. XXIX.
- 1899, Die Entwicklung von *Asc. meg.* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. KUPFFER, Jena.
- 1900, Zellenstudien. IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena.
- 1902, Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXV.
- 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena.
- 1905, Zellenstudien. V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena.
- BRAUER, AUG., 1892 a, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Asc. megal.* Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII.
- 1892 b, Ueber das Ei von *Branchipus grubii* von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Akad. Wiss., Berlin.
- BRAUS, H., 1895, Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies. Jen. Zeitschr., Bd. XXIX.
- BROCK, J., 1886, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderen Organsysteme. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLIV.
- v. BRUNN, M., 1884, Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII.
- BÜTSCHLI, O., 1876, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. Senckenb. nat. Ges., Bd. X.
- 1877, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen (*Paludina*, *Neritina nephelis*). Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXIX.
- 1900, Bemerkungen über Plasmaströmungen bei der Zellteilung. Arch. Entw.-Mech., Bd. X.
- CARNOY, J. B., 1886, La vésicule germinative et les globules polaires chez l'*Asc. mégal*. La Cellule, T. II.

- CASTLE, W. E., 1903, The Laws of Heredity of GALTON and MENDEL, and some Laws governing Race Improvement by Selection. Proc. Amer. Acad. Art and Sc., Vol. XXXIX.
- COE, W. R., 1899, The maturation and fertilization of the egg of *Cerebratulus*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XII.
- CONKLIN, E. G., 1902, Karyokinesis and Cytokinesis in the Maturation, Fertilization and Cleavage of *Crepidula* and other Gastropoda. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelph., Ser. 2, Vol. XII.
- 1904, Experiments on the Origin of the Cleavage Centrosomes. Biol. Bull., Vol. VII.
- DEPDOLLA, PH., 1905, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Lumbricus terrestris*. Zool. Anz., Bd. XXVIII.
- DRÜNER, L., 1895, Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jen. Zeitschr., Bd. XXIX.
- DUBLIN, L. J., 1905, The History of the Germ Cells in *Pedicellina Americana*. Ann. New York Acad. Sc., Vol. XVI.
- DOFLEIN, F., 1898, Karyokinese des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L.
- V. EBNER, V., 1899, Ueber die Teilung der Spermatocyten bei den Säugetieren. Sitz.-Ber. K. Akad. Wien, math.-nat. Kl., Bd. CVIII.
- EISIG, H., 1869, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von *Lymnaeus*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XIX.
- V. ERLANGER, R., 1891, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. Morphol. Jahrb., Bd. XVII.
- 1896, Zur Kenntnis des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVII.
- 1897, Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXIX.
- FICK, R., 1893, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotl-eies. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVI.
- FISCHER, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena.
- FLEMMING, W., 1882, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, Leipzig.
- 1887, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX.
- FOOT, K., and STROBELL, E. C., 1905, Prophases and Metaphase of the first Maturation Spindle of *Allolobophora foetida*. Amer. Journ. of Anat., Vol. IV.
- FÜRST, C. M., 1887, Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beuteltieren. Arch. mikr. Anat., Bd. XXX.
- FÜRST, E., 1898, Ueber Centrosomen bei *Asc. meg.* Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII.
- GARNAULT, P., 1888 u. 89, Sur les phénomènes de la fécondation chez *Helix* et *Arion*. Zool. Anz., Bd. XI u. XII.
- GIARDINA, A., 1901, Origine dell'oozite e delle cellule nutritive nel *Dytiscus*. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. XVIII.
- 1902, Sui primi stadii dell'oogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz., Bd. XXI.

- GODLEWSKI, E. jun., 1897, Weitere Untersuchungen über die Umwandlungsweise der Spermatiden in Spermatozoen bei *Helix pomatia*. Anz. Akad. Wiss. Krakau.
- GOLDSCHMIDT, R., 1905, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus*. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ont., Bd. XXI.
- GRIFFIN, B. G., 1896, The History of achromatic Structures in the Maturation and Fertilization of *Thalassema*. Trans. N. Y. Acad. Sc.
- GÖRICH, W., 1903, Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Cölenteraten. Zool. Anz., Bd. XXVII.
- HÄCKER, V., 1892, Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. Zool. Jahrb., Bd. V.
- 1893, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII.
- 1894, Ueber generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kernteilungsbilder. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII.
- 1895, Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV.
- 1897, Die Keimbahn von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX.
- 1898, Die Reifungserscheinungen. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. VIII.
- 1899, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena.
- 1902, Ueber das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII.
- 1904a, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Festschr. z. 70. Geburtst. des Prof. Dr. WEISMANN. Zool. Jahrb., Suppl. Bd. VII.
- 1904b, Heterotypische Teilung, Reduktion und andere zelltheoretische Begriffe. Zool. Anz., Bd. XXVIII.
- HEIDENHAIN, M., 1894, Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII.
- 1897a, Ueber die Mikrozentren mehrkerniger Riesenzellen, sowie über die Zentralkörperfrage im allgemeinen. Morph. Arb., Bd. VII.
- 1897b, Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der zentrierten Systeme. Morphol. Arb., Bd. VII.
- HENKING, H., 1891, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. wissensch. Zool., Bd. LI.
- HERMANN, F., 1899, Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIV.
- 1891, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII.
- 1897, Struktur und Histogenese der Spermatozoen. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. VI.
- HERTWIG, O., 1890, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI.

- HERTWIG, R., 1903a, Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße, und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl., Bd. XXIII.
- 1903b, Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Biol. Centralbl., Bd. XXIII.
- 1903c, Eireife und Befruchtung. (O. HERTWIG, Handb. d. Entw. d. Wirbeltiere.)
- HESCHELER, K., 1900, Mollusca. (LANG, Lehrb. d. vergl. Anat.)
- ISHIKAWA, C., 1891, Spermatogenesis, Ovogenesis and Fertilization in Diaptomus. Journ. Coll. Sc. Japan, Vol. V.
- JANSSENS, F. A., 1901, La spermatogenèse chez les Tritons. La Cellule, T. XIX.
- 1904, Das chromatische Element während der Entwicklung des Ovocyts des Triton. Anat. Anz., Bd. XXIV.
- et DUMEZ, R., 1903, L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez Batrachoseps attenuatus et Plethodon cinereus. La Cellule, T. XX.
- JENSEN, O. S., 1879, Die Struktur der Samenfäden, Bergen.
- 1883, Recherches sur la spermatogenèse. Arch. de Biol., T. IV.
- 1887, Untersuchungen über die Samenkörper der Säugetiere, Vögel und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX.
- JULIN, CH., 1893, Oogenèse, spermatogenèse et fécondation chez Styelopsis etc. Bull. Sc. France Belg., T. XXV.
- KING, H. D., 1902, Preliminary note on the formation of the first polar spindle in the egg of Bufo lentiginosus. Anat. Anz., Bd. XXI.
- v. KLINCKOWSTRÖM, A., 1897, Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII.
- KLOTZ, J., 1889, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Lymnaeus. Jen. Zeitschr., Bd. XXIII.
- v. KORFF, K., 1899, Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV.
- KORSCHULT, E., 1895, Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LX.
- und HEIDER, K., 1902—03, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil, Jena.
- KOSTANECKI, K. v., und WIERZCISKI, A., 1896, Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVII.
- und SIEDLECKI, M., 1897, Ueber das Verhalten der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII.
- 1897, Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältnis zur Teilung des Zelleibes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX.
- LEBRUN, H., 1903, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule, T. XX.

- LEE, A. BOLLES, 1897, Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*. La Cellule, T. XIII.
- LENHOSSÉK, M. v., 1898, Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI.
- LERAT, P., 1902, La première cinèse de maturation dans l'ovogenèse et la spermatogenèse du *Cyclops strenuus*. Anat. Anz., Bd. XXI.
- LILLIE, F. R. ¹⁾, 1898, Centrosome and Sphere in the Egg of *Unio*. Zool. Bull., Vol. I.
- ¹⁾ 1901, The Organisation of the Egg of *Unio*, based on a Study of its Maturation, Fertilization and Cleavage. Journ. Morph., Vol. XVII.
- LINVILLE, H. R., 1900, Maturation and Fertilization in Pulmonate Gasteropods. Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. XXXV.
- LUBOSCH, W., 1902, Ueber die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneies. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII.
- MAC FARLAND, F. M., 1897, Celluläre Studien an Mollusken-Eiern, Jena.
- MARCUS, H., 1905, Ueber Samen- und Eibildung bei *Ascaris mystax*. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München.
- MARÉCHAL, J., 1904, Ueber die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz., Bd. XXV.
- MARK, E. L., 1881, Maturation, Fecondation and Segmentation of *Limax campestris*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., Vol. VI.
- MATTISSEN, E., 1903, Die Eireifung und Befruchtung der Süßwasser-dendrocölen. Zool. Anz., Bd. XXVII.
- MC GREGOR, J. H., 1899, The spermatogenesis of *Amphiuma*. Journ. Morph., Vol. XV. Suppl.
- MEISENHEIMER, Joh., 1901, Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* PALL. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXIX.
- MENDEL, GR., 1865 u. 69, Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwalds Klassiker, Leipzig.
- MEVES, F., 1894, Ueber eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV.
- 1896, Zellteilung. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. VI.
- 1897, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII.
- 1898, Zellteilung. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. VIII.
- 1899, Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV.
- 1900, Ueber den von v. LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVI.
- 1902 a, Ueber die Frage, ob die Centrosomen BOVERIS als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Mitt. Aertzl. Ver. Schlesw.-Holst., Jahrg. 10.

1) Diese beiden Arbeiten sind mir nur durch Referate bekannt.

- MEVES, F., 1902 b, Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXI.
- 1902 c, Struktur und Histogenese der Spermien. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. XI.
- und KORFF, K. v., 1901, Zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVII.
- MEYER, O., 1895, Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. Jen. Zeitschr., Bd. XXIX.
- MONTGOMERY, TH., 1898, The Spermatogenesis in Pentatoma up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XII.
- 1901 a, The Spermatogenesis of Peripatus (Peripatopsis) balfourii up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XIV.
- 1901 b, A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of Metazoa. Trans. Amer. Phil. Soc., Vol. XX.
- 1903 The heterotypic Maturation Mitosis in Amphibia and its general Significance. Biol. Bull., Vol. IV.
- 1904 a, Some Observations and Considerations upon the Maturation Phenomena of the Germ Cells. Biol. Bull., Vol. VI.
- 1904 b, Prof. VALENTIN HAECKERS Critical Review on Bastardization and Formation of the Sex Cells. Zool. Anz., Bd. XXVII.
- 1905, The Spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with general Considerations upon Chromosome Reduction and Heterochromosomes. Proc. Acad. Nat. Sc. Phil.
- MOORE, J. E. S., 1896, On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXVIII.
- MÜLLER, JOHS., 1852, Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Arch. Anat. Physiol.
- MUNSON, J. P., 1898, The Ovarian Egg of Limulus. Journ. of Morph., Vol. XV.
- MURRAY, J. A., 1898, Contribution to a Knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata. Helix and Arion. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph., Bd. XI.
- NEKRASSOFF, A., 1903, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies von Cymbulia Peronii. Anat. Anz., Bd. XXIV.
- NIESSING, C., 1897, Die Beteiligung von Zentralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren.
- NUSBAUM, J., 1900, Die Entstehung des Spermatozoon aus der Spermatide bei Helix lutescens. Anat. Anz., Bd. XVI.
- NUSSBAUM, M., 1884, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. mikr. Anat., Bd. XXIII.
- OBST, P., 1899, Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXVI.

- PAULMIER, F. C., 1898, Chromatinreduktion in the Hemiptera. *Anat. Anz.*, Bd. XIV.
- 1899, The Spermatogenesis of *Anasa tristis*. *Journ. Morphol.*, Suppl., Vol. XV.
- PLATNER, G., 1885, Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXV.
- 1886, Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVI.
- 1886, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVI.
- 1887, Ueber die Befruchtung von *Arion empiricorum*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVII.
- 1889, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXIII.
- PRANDTL, H., 1905, Reduktion und Karyogamie bei Infusorien. *Biol. Centralbl.*, Bd. XXV.
- PRENANT, A., 1888, Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. *La Cellule*, T. IV.
- PROWAZEK, S., 1901, Spermatologische Studien. *Arb. a. d. zool. Inst. Wien*, Bd. XIII.
- 1902, Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese. *Zool. Anz.*, Bd. XXV.
- VOM RATH, O., 1892, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XL.
- 1895, Neue Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLVI.
- RAWITZ, B., 1894, Centrosoma und Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLIV.
- RETZIUS, G., 1904a, Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. *Anat. Anz.*, Ergänzungsh. zu Bd. XXV.
- 1904—1905, Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten, I u. II. *Biol. Unters.*, Bd. XI u. XII.
- 1905, Die Spermien der Leptokardier, Teleostier und Ganoiden. *Biol. Unters.*, Bd. XII.
- RHUMBLER, L., 1896, Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. I. Die Cytokinese. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. III.
- 1897, Stammen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. IV.
- ROSENBERG, H., 1904, Zur Spermatogenese bei den Arachnoiden. *Zool. Anz.*, Bd. XXVIII.
- RÜCKERT, J., 1892, Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. *Anat. Anz.*, Bd. VII.
- 1894, Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. *Ergebn. Anat. u. Entw.*, Bd. III.
- 1895, Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopseies. *Arch. mikr. Anat.*, Bd. XLV.

- SABASCHNIKOFF, M., 1897, Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenese von *Ascaris meg. bivalens*. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou.
- SCHIEMENZ, 1888, Die Entwicklung der Genitalorgane bei den Gastropoden. Biol. Centralbl., Bd. VII.
- SCHOCKAERT, R., 1901—02, L'ovogenèse chez le *Thysanozoon Brochi*, I u. II. La Cellule, T. XVIII u. XX.
- SCHOENFELD, H., 1901, La spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général. Arch. de Biol., T. VIII.
- SCHREINER, A. u. K. E., 1904, Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XXIV.
- 1905, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*, I u. II. Arch. de Biol., T. XXI.
- DE SINÉTY, R., 1901, Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes. La Cellule, T. XIX.
- SMALLWOOD, 1904, The Maturation, Fertilization, and early Cleavage of *Haminea solitaria*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., Vol. XLV.
- SOBOTTA, J., 1895, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV.
- 1897, Die Reifung und Befruchtung des Eies von *Amphioxus lanceolatus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L.
- STEUER, AD., 1903, *Mytilicola intestinalis*. Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. XV.
- STEVENS, N. M., 1903, On the Ovogenesis and Spermatogenesis of *Sagitta bipunctata*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XVIII.
- STRICHT, O. VAN DER, 1897, La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de *Thysanozoon Brochi*. Arch. de Biol., T. XV.
- STRASBURGER, ED., 1900, Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich, Jena.
- SUTTON, W. S., 1900, The spermatogonial divisions in *Brachystola magna*. Bull. Univ. of Kansas, Vol. IX.
- 1902, On the Morphology of the Chromosome Group in *Brachystola magna*. Biol. Bull., Vol. IV.
- 1903, The Chromosomes in Heredity. Biol. Bull., Vol. IV.
- SUZUKI, B., 1899, Ueber die Entstehung des Mittelstückes der Samenfäden von *Selachiern*. Anat. Anz., Bd. XV.
- TEICHMANN, 1903, Ueber die Beziehung zwischen Astrosphären und Furchen. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XVI.
- THESING, C., 1903, Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Cephalopoden. Zool. Anz., Bd. XXII.
- TÖNNIGES, C., 1904, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXI.
- LA. VALETTE ST. GEORGE, A. v., 1867, Ueber die Genese der Samenkörper, II. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III.
- 1878, Ueber die Genese der Samenkörper, V. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XV.
- 1885—87, Spermatologische Beiträge. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV—XXX.

- VEJDOVSKY und MRÁZEK, A., 1903, Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung. Nach Untersuchungen am Rhynchelmis-Ei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXII.
- WALDEYER, W., 1903, Die Geschlechtszellen. (In O. HERTWIG, Handb. d. Entw. d. Wirbeltiere.)
- WASSILIEFF, A., 1904, Zur Spermatogenese bei *Blatta germanica*. Anat. Anz., Bd. XXV.
- WEISMANN, AUG., 1902, Vorträge über Descendenztheorie, Jena.
- WIDERSPERG, 1885, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV.
- WILCOX, E. V., 1895, Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and *Cicada*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XXVII.
- 1896, Further Studies on the Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XXIX.
- 1901, Longitudinal and transverse Division of Chromosomes. Anat. Anz., Bd. XIX.
- WILSON, E. B., 1900, The Cell in Development and Inheritance, New York.
- 1901, Experimental Studies in Cytology, I—III. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XII u. XIII.
- V. WINIWARTER, H., 1901, Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biol., T. XVII.
- ZIEGLER, H. E., 1898, Experimentelle Studien über die Zellteilung. Furchung ohne Chromosomen; Zerschnürung der Seeigeleier. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. VI.
- YATSU, N., 1905, The Formation of Centrosomes in enucleated Egg-fragments. Journ. exper. Zool., Vol. II.

Anhang.

- BERGHS, J., 1904, La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogenèse végétale. La Cellule, T. XXI.
- BLACKMAN, M. W., 1905, The Spermatogenesis of *Scolopendra Heros*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XLVIII.
- BRUYNE, C. DE, 1903, Contribution à l'étude de la cellule folliculaire des glandes génitales des Gastéropodes. Bull. de la Cl. de Sc. Acad. Roy. de Belg.
- FARMER, J. B., and MOORE, J. E. S., 1905, On the Maiotic Phase (Reduction Divisions) in Animals and Plants. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLVIII.
- GRÉGOIRE, V., 1904, La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule, T. XXI.
- JANSSENS, F. A., et ERLINGTON, G. A., 1904, L'élément nucléinien pendant les divisions de maturation dans l'œuf de *Aplysia punctata*. La Cellule, T. XXI.

- JANSSENS, F. A., 1905, Spermatogenèse dans les Batraciens. III. Evolution des Auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus*. La Cellule, T. XXII.
- JENKINSON, J. W., 1905, Observations on the Maturation and Fertilisation of the Egg of the Axolotl. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLVIII.
- LEE, A. BOLLES, 1904, La structure du spermatozoïde de l'*Helix pomatia*. La Cellule, T. XXI.
- 1904a, L'évolution du spermatozoïde de l'*Helix pomatia*. La Cellule, T. XXI.
- MOLLÉ, J. VAN, 1906, La spermatogenèse dans l'Ecureuil. La Cellule, T. XXIII.
- SCHEBEN, L., 1905, Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von *Asc. megal.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXIX.
-

Tafelerklärung.

Entwicklung der Generationsorgane.

Tafel XVI.

Fig. 1. Totalbild der Ovarialanlage eines Individuums von 12—13 mm Länge. Vergr. 8:1. *Od* Ovidukt, *Ov* Ovarium, *U* Uterus, *Um* Mündung desselben in die Zentralhöhle, * in distaler Richtung auswachsender Zweig des Ovariums.

Fig. 2. Ovarialanlage eines Individuums von 27 mm Länge. Vergr. 8:1. Bezeichnungen wie Fig. 1.

Fig. 3—5. Längsschnitte durch das Ovarium auf verschiedenen Entwicklungsstufen desselben. Vergr. 600:1. *BZ* Bindegewebszellen, *Bm* Basalmembran des Ovarialepithels, *NZ* Nahrungszellen, *Oc* Oocyten, *Og* Oogonien, * verengertes Lumen des Ovariums. Die Buchstaben *a* und *b* finden in dem Text ihre Erklärung.

Fig. 6—8. Längsschnitt durch die Hodenanlage auf verschiedenen Entwicklungsstadien. Vergr. 85:1. *Bm* Basalmembran des Zentralhöhlenepithels, *Bz* Bindegewebszellen, *CE* Zentralhöhlenepithel, *UZ* Ursamenzellen, * Verschlussstelle der Hodenblase.

Fig. 9. Reife Hodenblase, eben ausgeleert. Vergr. 70:1. *Fl* Flimmerkissen, Austrittsstelle der Spermien. *Spg* Spermatogonien.

Fig. 10—15. Einzelne Teile junger Hodenblasen. Vergr. ca. 700:1. 10 Ursamenzellen, in Einwanderung begriffen (vergl. Fig. 7, *UZ*), 11—13 Wandzellen des Keimlagers in Teilung, *UZ* Ursamenzelle, 14 Ursamenzellen, die im Begriff sind, sich vom Keimlager abzulösen, 15 Spermatogonien, die durch amöboide Fortsätze miteinander in Verbindung stehen.

Fig. 16. Wandpartie einer Hodenblase (vergl. Fig. 9). Vergr. 600:1. *Bm* Basalmembran des Zentralhöhlenepithels *C.E*, *Sp.I* Spermatocyten I, *Spt* Spermatozoon.

Entwicklung der weiblichen Keimzellen.

Tafel XVII—XXII.*

Für sämtliche Tafeln gelten die folgenden Bezeichnungen: *C* Centrosoma, *D* dichte Zone der Polstrahlung, *H* helle Zone der Polstrahlung, *Kh* Körnchenhülle, *Kn* Chromatinknoten, *N* Nucleolus, *P.I* u. *II* Polocyte I u. II, *S* Sphäre. Vergr. ca. 2500 in sämtlichen Abbildungen der Taf. XVII u. XXI—XXII und in Fig. 55—56,

Taf. XVIII. — Die übrigen Figuren der Taf. XVIII—XX. Vergr. ca. 1250. — Wo nichts anderes bemerkt ist, sind die Abbildungen dieser Tafeln sämtlich nach ZENKER-Material ausgeführt worden.

Tafel XVII (Oogonien und Oocyten).

Fig. 17—29. Die nacheinander folgenden Stadien einer Oogonien-generation, von der Telophase einer Teilung (Fig. 17) zur Kernruhe (Fig. 20, HERMANN-Fixation), und weiter während der Prophase (Fig. 21—24), Metaphase (Fig. 25—26), Anaphase (Fig. 27 bis 28) und Telophase (Fig. 29) der folgenden Teilung. Die 8 großen Chromosomen sind in Fig. 25 mit *I* bezeichnet, die kleinen mit *III*.

Fig. 30—48. Entwicklung der Oocyte, von ihrem ersten Entstehen bis zum Anfang der Wachstumsperiode.

Fig. 30—32. Praesynapsis. Die Chromosomen werden unter Ausscheidung von Nukleolarsubstanz immer feiner über das Liningerüst verteilt.

Fig. 33—36. Synapsis. In dem feinen Chromatinnetz treten parallel verlaufende Fädchen hervor ($a-\alpha$, Fig. 33), die sich nähern (Fig. 34), um zuletzt deutliche Doppelfädchen zu bilden (Fig. 35—36).

Fig. 37—42. Postsynapsis. Die Doppelfädchen nehmen, mit Beibehaltung ihrer ursprünglichen Anordnung, stark sowohl an Länge als auch an Chromatingehalt zu. — Fig. 38 u. 41 repräsentieren insofern abnorme Verhältnisse, als die Chromatinfädchen hier größtenteils ihre normale Befestigung an der Kernmembran und dem Nucleolus entbehren. — In Fig. 42 haben die Doppelfädchen ihre relativ größte Dicke erreicht. Es sind hier 17 Fädchen vorhanden, unter denen die vier längsten mit den Ziffern 1—4 bezeichnet sind, die vier kürzesten mit 14—17. In Fig. 42a ist der Nucleolus eines entsprechenden Stadiums nach HERMANN-Fixation dargestellt.

Die kleinen Buchstaben $a-e$ der Fig. 33—40 beziehen sich auf Hinweisungen im Text.

Fig. 43—47. Uebergangsstadien von Postsynapsis zur Wachstumsperiode. Die Verbindung der Doppelfäden wird lockerer, das Chromatin zieht sich auf ihren Knotenpunkten zurück, um sich zuletzt auch über die hier austretenden Lininfädchen zu verbreiten (Fig. 47). — Fig. 45a zeigt den Nucleolus mit angehefteten Chromatinfäden eines Stadiums zwischen Fig. 45 und Fig. 46 nach Fixation mit HERMANNScher Flüssigkeit.

Fig. 48. Die Wachstumsperiode der Oocyte ist eingetreten. Der Nucleolus (*N*) ist im Begriff, in das Innere des Kerns hineinzusinken, während ein Chromatinknoten (*Kn*) seine frühere, oberflächliche Lage bezeichnet.

Fig. 48a. Der Nucleolus eines ähnlichen Stadiums nach HERMANN-Fixation.

Tafel XVIII. (Erste Reifungsteilung.)

Fig. 49. Teil eines Ovarialeies am Ende der Wachstumsperiode.

Fig. 50—52. Junge Zentralthölzeneier. Das Wachstumschromatin ist in Zerfall begriffen, und die chromatinbildenden Doppelfädchen treten immer deutlicher hervor. Der Nucleolus, der noch auf dem Stadium der Fig. 50 in seiner vollen Größe hervortritt, ist auf demjenigen der Fig. 51 völlig verschwunden.

Fig. 53—54. Oberflächenbilder von jungen Zentralthölzeneiern. Die beiden Centrosomen, die in Fig. 53 noch innerhalb einer und derselben hellen Zone gelegen sind, haben sich in Fig. 54 schon beträchtlich voneinander entfernt.

Fig. 55—56. Nukleolen aus Ovarialeiern (Fig. 55 a—b) und aus jungen Zentralthölzeneiern (Fig. 56 a—b) in optischem Querschnitt und bei doppelter Vergr. (2500) ausgeführt.

Fig. 57—59. Drei aufeinanderfolgende Stadien der Auflösung der Kernmembran. In Fig. 58 sieht man das Centrosoma der eingebuchteten Zellmembran dicht anliegen.

Fig. 60. Prophase der ersten Reifungsteilung. *Kh* Zerfallsprodukte des Wachstumschromatins (Körnchenhülle), *n* blasse, tropfenähnliche Gebilde, die vielleicht aus dem Nucleolus herkommen.

Fig. 61. Metaphase der ersten Reifungsteilung. Im Centrosoma sind zwei Centriolen sichtbar.

Fig. 62—63. Anaphase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 64. Schnitt durch die eine Tochterplatte einer späten Anaphase.

Fig. 65—67. Drei Stadien der Telophase der ersten Reifungsteilung. — Das Zwischenkörperchen wird durch Verdickung der Zentralspindelfasern gebildet (Fig. 65—66); bei dem Abbrechen desselben wird die erste Polocyte vom Ei (Oocyte II) getrennt (Fig. 67). Die helle Zone der Polstrahlung wird immer weniger hervortretend, und das stark aufgequollene Centrosoma degeneriert.

Fig. 68. Teil einer vierpoligen Mitose. Das vierte Centrosoma ist im nächsten Schnitt zu finden und bildet die vierte Ecke eines Tetraeders.

Tafel XIX. (Zweite Reifungsteilung.)

Fig. 69—76. Prophase der zweiten Reifungsteilung. Man sieht die Erhellung des alten Centrosoma, und das Hervortreten der Centriolen als Strahlungszentren innerhalb der hellen Zone, während noch eine deutliche Strahlung gegen die Oberfläche der letzteren gerichtet ist. In Fig. 72—73 sieht man die Bildung der Zugfasern, und in Fig. 74—77 die allmähliche Annäherung und Anlagerung der Chromosomen zur Zentralspindel. Die Zentral-

spindel zeigt gewöhnlich gegen die Chromosomenplatte hin eine charakteristische Biegung.

c Centriolen der früheren Zellgeneration, die bei dieser Teilung als Centrosomen fungieren werden.

Fig. 77. Metaphase, und Fig. 78—79 Anaphase der zweiten Reifungsteilung. Die Centrosomen werden während dieser Teilungsphase immer mehr undeutlich, bis sie zuletzt völlig schwinden.

Fig. 81a—c. Abortiver Teilungsversuch in der Polocyte mit stark heranwachsender Zentralspindel, aber ohne normal entwickelte Zugfasern.

Fig. 80 u. 82. Telophase der zweiten Reifungsteilung mit aufrechtstehender Spindel. Keine Einschnürung der Zelloberfläche ist sichtbar, obgleich die Entwicklung der Teilungsfigur schon das Stadium passiert hat, auf welchem die Zellteilung normal einsetzt.

Fig. 83. Telophase mit schräg gestellter Teilungsfigur, deren Polstrahlen an der einen Seite die Zelloberfläche erreichen.

Fig. 84. Abschnürung der Polocyte II.

Fig. 85 a—d. Abschluß des Teilungsversuches der ersten Polocyte.

Tafel XX (Vorkerne).

Fig. 86. Gleich vor der Abschnürung der zweiten Polocyte. Der Spindelrest hebt sich kegelförmig von der Eioberfläche empor.

Fig. 87. Das Zwischenkörperchen ist eben abgebrochen. Man sieht beide Polocyten, und im Ei, wo das Chromatin zu einem kompakten Klümpchen kontrahiert ist, liegt auch der Spermakern in unmittelbarer Nähe des Eikerns. In der Polocyte II ist die Kernbildung noch nicht angefangen.

Fig. 88—92. Verschiedene Stadien der Entwicklung der Vorkerne. In Fig. 90 ist ausnahmsweise die Entwicklung beider Vorkerne nicht gleich weit vorgeschritten.

Fig. 93—94. Die Annäherung der ersten Furchungsteilung zeigt sich in der brüchigen Beschaffenheit der Chromatinfäden. Auch ist in beiden Figuren im Cytoplasma eine schwache Strahlung nachweisbar (C).

Fig. 95. Zerfall des Wachstumschromatins in beiden Vorkernen.

Fig. 96. Auflösung der Vorkerne. Die Chromosomen treten in beiden Kernen deutlich hervor. Die Furchungscentsomen, die durch eine Zentralspindel in Verbindung stehen, treten hier zum ersten Mal deutlich hervor. Das untere Centrosoma C ist in der Zeichnung von einer Dotterkugel überdeckt.

Fig. 97—98. Prophase der ersten Furchungsteilung. Die 17 Chromosomen aus jedem Vorkern sind in Fig. 97 noch weit auseinander entfernt. In Fig. 98 sind die Chromosomengruppen von beiden Seiten in die Spindel hineingezogen.

Fig. 99. Metaphase der ersten Furchungsteilung.

Tafel XXI (Centrosomen).

Fig. 100. Centrosomen der Oöcyte I innerhalb einer hellen Zone, auf deren Oberfläche eine Strahlung gerichtet ist. Aus einem Stadium demjenigen in Fig. 52 abgebildeten entsprechend.

Fig. 101. Die Centrosomen der Fig. 58, nach stärkerer Färbung des Präparates. Innerhalb der hellen Zone treten Zentralspindel- und Polstrahlungfasern schwach hervor; in der äußeren Strahlung sieht man eine beginnende Kreuzung der Strahlen.

Fig. 102—103. Centrosomen zur Zeit der Auflösung der Kernmembran. Das früher kompakte Centrosoma ist in eine Hohlkugel umgebildet (Fig. 102), in deren Zentrum allmählich ein Centriol (Fig. 103) zum Vorschein kommt.

Fig. 104—107. Äußere (a) und innere (b) Centrosomen aus der ersten Reifungsteilung. c Centriol, C Centrosoma, H Helle und D dichte Zone der Polstrahlung.

Fig. 104 aus der Prophase (vgl. Fig. 60).

Fig. 105 aus der Metaphase (vgl. Fig. 61).

Fig. 106 aus der frühen Anaphase (vgl. Fig. 62).

Fig. 107 aus der späten Anaphase (vgl. Fig. 63).

Fig. 108—109. Innere Centrosomen aus der Telophase der ersten Reifungsteilung (vgl. Fig. 65—67). — Die helle Zone der Polstrahlung schwindet und das stark herangewachsene Centrosoma degeneriert, während die Centriolen innerhalb desselben noch deutlich hervortreten.

Fig. 110—113. Prophase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 69—73).

In Fig. 110 ist die Chromosomenplatte, *Chr*, teilweise mit eingezeichnet; man sieht die Erhellung des alten Centrosoma und eine Wiederbelebung der auf dasselbe gerichteten Strahlung.

Fig. 111. Die helle Zone hat beträchtlich an Größe zugenommen; sie ist in diesem Präparat gekrümmt, mit der konvexen Seite nach unten.

Fig. 112 zeigt innerhalb der hellen Zone eine auf die beiden, leicht angeschwollenen Centriolen gerichtete Polstrahlung, und

Fig. 113 auch zwischen denselben eine, zwar nur schwach hervortretende, Zentralspindel.

Fig. 114—116. Äußere (a) und innere (b) Centrosomen der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 114 aus der Prophase (vgl. Fig. 76).

Fig. 115 aus der Metaphase (vgl. Fig. 77).

Fig. 116 aus der Anaphase (vgl. Fig. 78—79).

Fig. 117. Aus der Prophase der ersten Reifungsteilung bei *Thysanozoon brocki*. (Nach VAN DER STRICHT, Arch. de Biol., T. XV, Pl. XVI, Fig. 16'.) a corpuscule central, a' zone médullaire, a'' zone corticale (VAN DER STRICHT).

Fig. 118—120. Centrosomen der ersten Furchungsteilung.

Fig. 118—119 aus der Prophase (vgl. Fig. 96—98).

Fig. 120 aus der Metaphase (vgl. Fig. 99).

Tafel XXII (Chromosomen).

Fig. 121 a—c. Kontraktion des Chromatinnetzes und Bildung der Chromosomen bei der Auflösung des Wachstumskernelles (vgl. Fig. 57—59). Der Ring, Fig. 121 a, ist etwas außer Stellung gebracht, um besser sichtbar zu werden.

Fig. 122—125. Verschiedene Formen des größten Chromosoma während der Prophase der ersten Reifungsteilung (vgl. Fig. 60). (Das Chromosoma *f*, Fig. 122, und *c*, Fig. 124 repräsentiert nicht das größte Chromosoma seiner Zelle, sondern nur eines der vier großen.)

Fig. 126. Sämtliche Chromosomen einer Prophase der ersten Reifungsteilung (vgl. Fig. 60). Die 4 großen Chromosomen sind mit den Ziffern 1—4 bezeichnet, die 4 kleinen mit 14—17.

Fig. 127—128. Sämtliche Chromosomen aus der Metaphase zweier Zellen (vgl. Fig. 61). Sie sind zum Teil in vertikaler Richtung verschoben, damit sie sich nicht so viel decken sollten. Die Ziffern 1—17 beziehen sich wie in Fig. 126 auf die Größe der Chromosomen.

Fig. 129. Beide Tochterplatten einer Anaphase (vgl. Fig. 62). Die Chromosomen sind wie in Fig. 126 bezeichnet, in der oberen Tochterplatte 1—17, in der unteren 1'—17'. Das Chromosoma 3 der unteren Tochterplatte ist erst im Nachbarschnitt zu finden.

Fig. 130 a—f. Chromosomen aus der Anaphase der ersten Reifungsteilung (vergl. Fig. 62). Alle Chromosomen — die Tetraden (a, b), die fadenförmigen (c), die an der mit * bezeichneten Stelle ihren letzten Berührungspunkt haben, die eingeschnürten Chromosomen (d—e), und die polygonalen Chromosomen (f) — werden ihrer Fläche nach geteilt.

Fig. 131—135. Chromosomen aus dem Ruhestadium der ersten und zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 67, 69). Fig. 131—132 aus dem Ei (Oocyte II). Fig. 133—135 aus der Polocyte I.

a—b Ruheformen der Tetraden, c—d Ruheformen der eingeschnürten Chromosomen, e—f polygonale Chromosomen, g—h nahezu ausgestreckte fadenförmige Chromosomen.

Fig. 136. Chromosomen aus der Prophase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 74—75).

Fig. 137. Chromosomen aus der Metaphase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 77).

Fig. 138—139. Anaphase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 78—79). In Fig. 139 sind nur einzelne Chromosomen aus der einen Tochterplatte abgebildet.

Fig. 140—141. Telophase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 80, 82).

Fig. 142. Telophase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 86). a Chromosomen der Polocyte II. b Die im Ei gebliebene Tochterplatte.

Fig. 143. Ringförmige Anordnung der Chromosomen (vgl. Fig. 84).

Fig. 144. Völlige Kontraktion der Chromatinsubstanz; beginnende Bildung einer Kernvakuole (vgl. Fig. 87, 88 *P II*, 90, 91 *P II*).

Fig. 145 a—c. Verschiedene Stadien der Entwicklung der Vorkerne (vgl. Fig. 88—91). Die Doppelheit der Chromosomen ist auffallend. Die Entstehung von Nukleolen (*N*, *n*) wird in den Kernen, Fig. b—c, illustriert.

Fig. 146. Aequatorialplatte aus der ersten Furchungsteilung (vgl. Fig. 99).

Fig. 147—150. Chromosomen aus der Anaphase der ersten Furchungsteilung. In Fig. 148—149 ist eine Doppelheit der Tochterchromosomen sichtbar. (Nach HERMANN-Fixation.)

Fig. 151. Telophase einer Bindegewebszelle. *BF* Begrenzung der Bindegewebsfaser.

Fig. 152 a—b. Chromosomen aus den Spermatocyten I.

Entwicklung der männlichen Keimzellen.

Tafel XXIII.

Die Abbildungen Fig. 153—177 und 200—201 sind nach HERMANN-Material ausgeführt, Fig. 178—197 nach ZENKER-, Fig. 198—199 nach FLEMMING-Material. Vergr. Fig. 153—177 ca. 2500 : 1; Fig. 178—201 ca. 3500 : 1.

Fig. 153—156. Stadien aus einer Teilung der Spermatogonien.

Fig. 157—170. Spermatocyten I. Ordnung.

Fig. 157—159. Praesynapsis.

Fig. 160—161. Paarweise Konjugation der Chromatinfäden. Synapsis.

Fig. 162—163. Die Doppelfädchen nehmen an Chromatingehalt beträchtlich zu. Postsynapsis.

Fig. 164. Die Chromosomenbildung beginnt.

Fig. 165—166. Prophase der ersten Reifungsteilung. Durch eine Zentralspindel verbunden, weichen die Centrosomen auseinander.

Fig. 167. Metaphase der ersten Reifungsteilung, von der Seite gesehen.

Fig. 168—169. Anaphase der ersten Reifungsteilung. Chromatindiminution.

Fig. 170. Telophase. Die jungen Kerne treten aus der Spindel seitlich heraus.

Fig. 171—176. Spermatocyten II. Ordnung.

Fig. 171—172. Prophase der zweiten Reifungsteilung. Die Chromosomen bewahren innerhalb der Kernvakuolen ihre Selbständigkeit; die Centrosomen weichen mit Verlängerung der Zentralspindel auseinander.

Fig. 173. Metaphase,

Fig. 174—175 Anaphase,

Fig. 176 Telophase der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 177. Junge Spermatide. Ein kurzer Schwanzfaden wächst von der Berührungsstelle des distalen Centrosoma mit der Zellmembran aus.

Fig. 178—201. Umbildung der Spermatiden in Spermien. Für sämtliche Figuren gelten folgende Bezeichnungen: *a* Achsenfaden, *C* Centrosomen, *Cp* Cytoplasma, *H* Hals, *K* Kopf, *M* Mitochondrien, *P* Perforatorium, *R.k* Ringkörnchen, *S* Schwanzfaden, *U.m* Umhüllungsmembran.

Fig. 178. Metaphase der zweiten Reifungsteilung. Mitochondrien von derselben Form und Größe wie in lebenden Zellen.

Fig. 179—182. Junge Spermatiden. Die Chromosomen werden zu einer zähflüssigen Masse aufgelöst. Vom distalen Centrosoma wächst ein Schwanzfaden hervor. Das proximale wird zuerst in 2, dann in 4 Ringkörnchen geteilt. Von der nächsten Umgebung der Centrosomen wird das Perforatorium (*P*) herausdifferenziert.

Fig. 183. Junge Spermatide, von unten gesehen. Achsenfaden und Ringkörnchen treten deutlich hervor.

Fig. 184—188 zeigen die allmähliche Verkleinerung des Spermatidenkernes durch Abgabe von Kernsaft, die Wanderung des Perforatoriums zum vorderen Pol, das Hineinwachsen des Achsenfadens in den Kern und die Bildung eines cytoplasmatischen Fadensystems (*U.m*). Die Mitochondrien, die immer mehr feinkörnig werden, liegen in verschiedener Anordnung immer nur außerhalb dieses Fadensystems.

Fig. 189—193. Weitere Verkleinerung des Kerns durch Kontraktion der Chromatinsubstanz. Der Achsenfaden wird stark verlängert und das Cytoplasma zipfelförmig ausgezogen.

Fig. 194—196. Außerhalb der Umhüllungsmembran kommen feine Körnchen (Mitochondrien?) zum Vorschein, die zu einem Spiralfaden um dieselbe herum eingeordnet werden.

Fig. 197 a. Der vordere Teil eines durch die Fixation stark kontrahierten Spermiums. Ein dünner Cytoplasmastrang (*Cp*) verbindet Perforatorium und Mittelstück.

Fig. 197 b. Schräger Schnitt durch den hinteren Teil einer Spermatide auf dem Stadium der Fig. 194. Man sieht die Umhüllungsmembran als eine vierseitige Pyramide den Achsenfaden umgeben.

Fig. 198. Nahezu reifes Spermium mit aufgetriebenem Hals, im Begriff, aus der Cytoplasmamasse auszuwandern.

Fig. 199. Reifes Spermium nach Fixation mit FLEMMINGScher Flüssigkeit.

Fig. 200—201. Nahezu reife Spermien nach HERMANN-Fixation. In Fig. 201 a wird eben die Cytoplasmakugel abgeworfen. In Fig. 201 b sieht man eine lichtbrechende Vakuole im Spermakopf.

Beobachtungen am lebenden Selachierauge.

Von

Dr. V. Franz.

Mit 10 Figuren im Text.

Inhalt: 1) Zur Physiologie der intraocularen Muskulatur (Linsenmuskel und Irismuskulatur).
2) Ueber das Tapetum lucidum.
3) Ein Processus falciformis bei den Vorfahren der Selachier.
4) Ueber die Hornhaut.
5) Ueber die Dimensionen des Augeninnern.
Zusammenfassung.

Ein fünfwöchentlicher Aufenthalt in Bergen (Norwegen) ermöglichte es mir, in der dortigen Biologischen Station einige Beobachtungen und Experimente am Selachierauge anzustellen. Die Ergebnisse, die ich im folgenden mitteilen will, sollen eine Ergänzung und Erweiterung zu meinen kürzlich veröffentlichten, an konserviertem Material vorgenommenen Studien bilden.

Das Versuchsmaterial bestand nur aus wenigen Arten, diese aber konnten, nachdem einmal ihre Aufenthaltsorte durch den erfahrenen Fischer der Station ausgekundschaftet waren, in genügender Menge beschafft werden. Im Herlöfjord wurde in Tiefen bis etwa 200 m mit Erfolg nach *Acanthias acanthias* gefischt, während man aus 400—500 m Tiefe *Spinax spinax* und *Chimaera monstrosa* erhielt. Weitere Arten von Haien waren in der kurzen Zeit nicht zu beschaffen. Leider waren die Rochen, die in früheren Jahren sehr häufig erbeutet wurden, jetzt sehr selten. Wahrscheinlich leben sie in Schwärmen, die bald hierhin, bald dorthin ziehen. Ich erhielt nur ein einziges totes Exemplar von *Rajabatis*, das auf dem berühmten Bergenser Fischmarkt feilgehalten wurde. Die meisten Beobachtungen und Experimente machte ich an *Acanthias*, denn *Chimaera* und *Spinax* gelangen, wie alle Tiefseethiere, nur tot oder in absterbendem Zustande in die

Station. *Acanthias* aber läßt sich leicht im Aquarium halten und ist wegen seiner stark ausgebildeten Irismuskulatur besonders geeignet zu den Versuchen, die ich im folgenden zuerst mitteilen will.

Zuvor will ich jedoch nicht unterlassen, allen den Herren meinen Dank auszusprechen, die mir mit großer Bereitwilligkeit kostbare Apparate sowie Literatur zur Verfügung stellten und meine Arbeit dadurch wesentlich förderten: verschiedenen Aerzten in Bergen, ganz besonders aber dem Direktor der Technischen Schule, Herrn ANDOR HOEL, dem Vorsteher der hydrographischen Abteilung der Fiskery Styrelsen, Herrn B. HELLAND-HANSEN, und endlich dem Direktor der Station, Herrn O. NORDGAARD, der überall, wo ich der Hilfe anderer bedurfte, mit Erfolg den freundlichen Vermittler spielte und auch sonst mich nach Kräften unterstützt hat.

1. Zur Physiologie der intraocularen Muskulatur (Irismuskulatur und Linsenmuskel).

Nachdem ich einen Linsenmuskel im Hai-Auge entdeckt, lag es nahe, an der Richtigkeit der Ansicht, daß die Haie nicht accommodieren können, zu zweifeln. BEER, der in seiner schönen Studie über die Accommodation der Fische an Selachiern nur negative Resultate verzeichnet, hatte mir schon früher brieflich mitgeteilt, daß er das Fehlen der Accommodation bei Selachiern noch nicht für definitiv erwiesen halte. Ich glaubte demnach, daß die Versuchsbedingungen noch nicht genügend variiert seien, und nahm mir vor, die Frage endgültig zu entscheiden.

Beobachtungen und Experimente.

Beobachtung des Tieres im Aquarium. Die von BEER geäußerte Vermutung, daß die Haie im Aquarium sehr schlecht sehen, kann ich bei *Acanthias* mit Sicherheit völlig bestätigen. Frisch in die Station gebrachte Tiere haben meist eine sehr enge Pupille, deren Form in Fig. 1 wiedergegeben ist. Allmählich aber weicht diese Tagesmiosis unter dem ständigen Einflusse der verhältnismäßig starken Belichtung einer dauernden Mydriasis (Fig. 2). Durch ein- bis zweitägige Dunkeladaptation kann diese wieder aufgehoben werden, die Tiere zeigen alsdann

im Dunkeln eine weit geöffnete Pupille, die sogar in wenigen Fällen den Linsenrand sehen läßt, bei erneuter Belichtung aber tritt alsbald wieder Pupillenverengung ein. Sehr enge Pupillen fand ich auch häufig (jedoch keineswegs immer) an Tieren, die dem Absterben nahe waren. Ich kam nun leider nicht dazu, festzustellen, wie es mit dem Sehvermögen der Tiere unter normalen Verhältnissen, also im Dunkeln oder bei Tagesmiosis steht. Daß jedoch die Haie in den gewöhnlichen Aquarien, wo die Tagesmiosis infolge der ständigen Belichtung einer dauernden Mydriasis weicht, ungemein schlecht sehen, steht ganz fest. Sie schwimmen viel umher, lassen sich kaum durch die Annäherung des Menschen scheuchen oder schrecken, sind sehr leicht mit der Hand zu greifen, stoßen auch überall an den Glasscheiben und



Fig. 1.

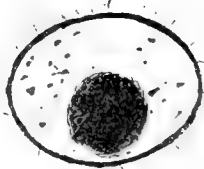


Fig. 2.

Fig. 1. Iris mit verengter Pupille von *Acanthias acanthias*, nat. Gr.

Fig. 2. Iris mit dilatierter Pupille von *Acanthias acanthias*, nat. Gr.

Felsen an, als ob sie blind wären. In spätestens 8 Tagen haben sich daher alle Haie die „Nase“ blutig gestoßen. Selbst ihre Augen leiden leicht und werden offenbar durch Stöße an harten oder spitzen Gegenständen häufig verletzt und blutig. Erst nach etwa 14 Tagen finden sich die Haie im Bassin ebenso zurecht, wie ein blind gewordener Vogel im altgewohnten Käfig. Wie wenig der Hai selbst das Auge zu hüten vermag, lehrt die Beobachtung, daß mitunter einem Hai ein Auge oder beide im Aquarium durch andere Tiere ausgefressen wurden. Der Hai liegt häufig still am Boden, das Auge leuchtet bei Haien stark, sieht aber jedenfalls schlecht, und so wird es anderen Tieren zur Beute. Bei Tiefseeteleostiern, deren Auge gleichfalls leuchtet, fanden wir auch mitunter, daß die Augen ausgefressen waren, wenn nämlich der Fisch am Meeresgrunde sich an einer Angel gefangen hatte und dadurch schutzlos geworden war. Im übrigen aber stehen die Haie nach den mitgeteilten Beobachtungen im scharfen Gegensatz zu allen Teleostiern und, wie ich im Berliner Aquarium konstatierte, Ganoiden. Bedenkt man noch, daß *Acanthias* zu den „Taghaien“ gehört, der z. B. nach BREHMS Tierleben die Oberfläche des Meeres keineswegs meidet und, wie der Bau des Auges lehrt

einen gewissen Grad von Beleuchtung noch viel eher verträgt als z. B. Scyllium und viele andere Haie, so besteht kein Zweifel mehr, daß die Haie im Aquarium außerordentlich schlecht sehen.

Ophthalmoskopie. Die demzufolge schon näher geführte Vermutung, daß der Hai nicht accommodieren könne, wurde durch ophthalmoskopische Beobachtungen nicht widerlegt. Zwar ließen sich Veränderungen der Einstellung nachweisen. Diese stehen jedoch in keiner direkten Beziehung zum Sehakte, sondern nur in indirekter, insofern sie von dem jeweiligen Kontraktionszustande der Iris abhängen.

Dies Resultat wurde gewonnen, indem die wechselnden Pupillenweiten an einem und demselben Auge mit der jeweiligen Entfernung des Einstellungspunktes zusammengestellt wurden. Die Pupille wurde ausgemessen, indem ihre größte Höhe und ihre größte Breite ermittelt wurde, das Produkt beider Zahlen gibt ein ziemlich genaues Maß für die Flächengröße der stets etwa elliptischen (oder kreisförmigen) Pupille, entsprechend der Formel $F = 2 \pi \cdot a \cdot b$ für den Flächeninhalt einer Ellipse mit den Achsenlängen a und b . Der Einstellungspunkt des Auges wurde stets durch die Schattenprobe (Skiaskopie, FICK) bestimmt. Dies ist nicht nur die bequemste, sondern für meine Zwecke die einzig mögliche Methode zur Refraktionsbestimmung. Denn ich bestimmte die Refraktion jedes Auges für das Netzhautzentrum, da dieses nach meinen früheren Darlegungen über die Retina in der zum Empfange scharfer Bilder normalerweise am besten geeigneten Region der Netzhaut liegt. Im Netzhautzentrum aber, und ebenso in den für einige später mitzuteilende Messungen in Betracht kommenden dorsalen, ventralen, nasalen und temporalen Netzhautregionen finden sich keine ophthalmoskopisch erkennbaren Details der Netzhaut. Daher ist die Bestimmung der Refraktion im aufrechten oder im umgekehrten Bilde nicht möglich, und die Schattenprobe ist die einzig anwendbare. Sie besteht bekanntlich darin, daß man bei leichten Drehungen des Augenspiegels die Bewegung des Beleuchtungsfeldes im Fundus des vom Spiegel beleuchteten Auges kontrolliert. Wandert das Beleuchtungsfeld gleichsinnig mit der Spiegeldrehung, so befindet sich das Auge des Beobachters vor dem Einstellungspunkte des beobachteten Auges, bei ungleichsinniger Wanderung hinter demselben. In der deutlichen Schweite des Tieres ist für den Beobachter die Wanderung des Beleuchtungsfeldes undeutlich. Natürlich ist es

sehr mißlich, gerade den Ort der undeutlichen Wanderung des Beleuchtungsfeldes präzise zu bestimmen, und zu sicheren Resultaten gelangt man, wenn man nach SCHWEIGGERS Vorschrift (S. 445) „sich zunächst so weit nähert, daß eine Bewegung in gleichsinniger Richtung erkennbar wird, und dann sich wieder so weit entfernt, bis die umgekehrte Bewegung des Beleuchtungsfeldes anfängt, wahrnehmbar zu werden“. Das Mittel aus den beiden so erlangten Grenzwerten kann als die Fernpunktsdistanz angesehen werden. Einmalige Bestimmung dieses Wertes genügt meist völlig, um den Fernpunkt auf 3—4 cm genau zu bestimmen. Nur zur Kontrolle ist die zweimalige Bestimmung jeder Messung empfehlenswert. Günstige Bedingungen der Pupillenweite, der Größe der Lichtquelle und der Entfernung vom Tier können sogar eine Uebereinstimmung beider Grenzwerte bis auf 1 cm ermöglichen. Dieser Grad der Genauigkeit ist aber wohl häufig etwas illusorisch, denn die Abmessung der Entfernung des beobachtenden Auges vom Auge des im Wasser, in einem kleinen Kastenaquarium befindlichen Tieres ist doch nicht so genau, auch lassen sich Fehler, die durch die häufigen schwachen Augendrehungen des Tieres entstehen, nicht vermeiden. Innerhalb der Grenzen der Genauigkeit aber bietet die Schattenprobe zur Untersuchung der Haie alle nur wünschenswerten Vorzüge. Der Fisch läßt sich bei einiger Geduld an diejenige Stelle des Aquariums hinlegen, wo man ihn am bequemsten untersuchen kann, und hält hier im allgemeinen gut still. Er fordert damit den Beobachter geradezu auf, die Refraktion in Wasser zu bestimmen, die natürlich für ihn wesentlicher und für uns interessanter ist als die Refraktion in Luft, und diese Bestimmung ließ sich in allen mir vorgekommenen Fällen ohne Anwendung von Brillengläsern ausführen. Die Schattenprobe ist außerdem bekanntlich völlig unabhängig von der eigenen Accommodation des Beobachters. Endlich erfordert sie bei den Selachiern keine Korrektion der erhaltenen Werte.

Die durch Bestimmung im aufrechten oder umgekehrten Bilde ermittelte Fernpunktsdistanz bedarf nämlich bei vielen Fischen noch einer Korrektion, denn ohne eine solche ist meist nicht die Refraktion für die lichtperzipierende Stäbchen- und Zapfenschicht, sondern für eine ophthalmoskopisch gut erkennbare, mehr oder weniger vor der Zapfenmosaik liegende Stelle des Augenhintergrundes bestimmt. Eine genaue Korrektion dieser Art läßt sich nun gut anbringen, wenn man die Refraktion für eine scharf lokalisierte Stelle des Auges (ein Gefäß, den Processus falciformis,

Pigment der Papille etc.) bestimmt hat. Ganz wertlos sind aber derartige Korrekturen, wenn sie nach skiaskopischer Refraktionsbestimmung angegeben werden. Denn welches Niveau der Netzhaut des Tieres sendet das in unser Auge gelangende Licht aus? Es dringt in die Netzhaut ein und wird dann von allen Schichten derselben reflektiert, da es sicher auch bis in die hinterste Schicht, die Stäbchen und Zapfen gelangt. Der dadurch entstehenden Schwierigkeit sind wir jedoch bei Selachiern völlig überhoben; denn bei ihnen wird sicher der größte Teil des Lichtes von dem stark glänzenden Tapetum lucidum reflektiert, dieses aber liegt der lichtperzipierenden Netzhautschicht so nahe, daß von der Korrektur ohne Bedenken abgesehen werden kann.

Nun zu den Ergebnissen der Refraktionsbestimmungen.

In allen Fällen wurde Myopie gefunden, der Fernpunkt des Auges lag stets ziemlich nahe, nämlich in 26—57 cm Abstand vom Auge, was einer Myopie von 3,9—1,8 Dioptrien entspricht.

Dies Ergebnis stimmt mit den von Früheren bei anderen Fischen gewonnenen Resultaten überein, denn man hat früher die Fische gleichfalls kurzsichtig gefunden. So PLATEAU mit seinen allerdings unzureichenden, durch HIRSCHBERG und BEER kritisierten Methoden, ferner HIRSCHBERG, STEINACH und BEER.

Vom „teleologischen“ Standpunkte aus erscheint, worauf HIRSCHBERG hinweist, eine mäßige Kurzsichtigkeit der Fische nicht unzumutbar, denn auch das klarste Wasser ist auf größere Strecken undurchsichtig. Tatsächlich hat BEER in seinen vergleichenden Untersuchungen über die Accommodation in der Tierreihe die Wassertiere durchgehends kurzsichtig gefunden.

Niemals wurde von mir bei Selachiern eine spontane Veränderung der Einstellung des Auges festgestellt. Solche sind indessen bei Teleostiern von BEER wiederholt beobachtet worden, worin ich ihm beipflichten kann. Hiernach zu urteilen, fehlt die Accommodation bei Selachiern.

Dagegen tritt sofort eine Einstellungsänderung ein, wenn man das Zimmer durch Herablassen der Rouleaux verdunkelt und dadurch eine Pupillenerweiterung bewirkt. Wird das Zimmer wieder erhellt, so wird auch die Pupillenerweiterung und die Einstellungsänderung rückgängig gemacht. Hierdurch zeigt sich, daß der Refraktionszustand des Auges von dem Kontraktionszustande der Iris abhängt.

Z. B. das linke Auge eines 60 cm langen *Acanthias* lieferte mir in einigen Tagen die folgenden Werte für die Pupillenweite und die jedesmal zugehörige Fernpunktdistanz:

Größte Breite der Pupille in mm	Größte Höhe der Pupille in mm	Produkt beider Zahlen = Maß für die Pupillenweite	Fernpunkt- distanz in cm
3,5	6,0	21	35
3,5	6,5	23	34
3,0	5,5	16,5	28
7,0	8,0	56	33
6,2	6,5	40	38
6,0	6,5	39	34
7,5	8,0	60	32
7,5	8,0	60	34
2,0	4,0	8,0	28,5
2,0	5,0	10	28,5

Das Ergebnis der Tabelle ist in der Kurve (Fig. 3) graphisch dargestellt. Die jeder Beobachtung hinzugefügte Ziffer bezeichnet die chronologische Reihenfolge der Beobachtungen.

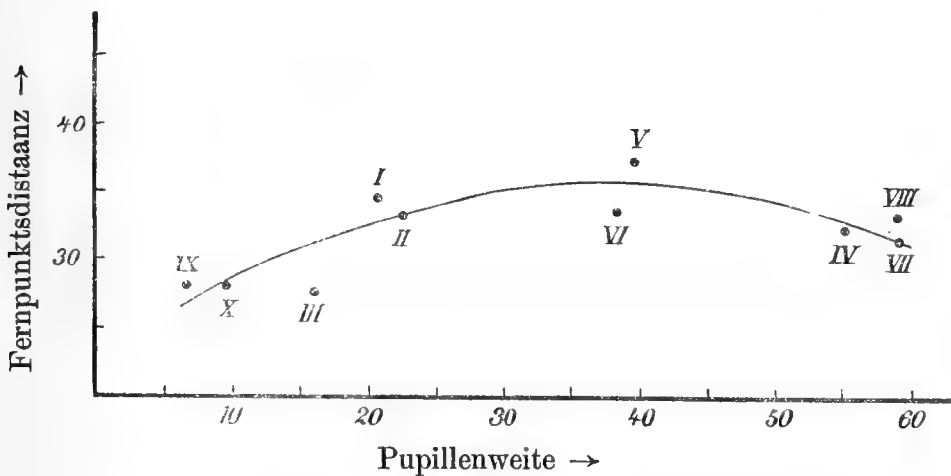


Fig. 3.

Das linke Auge eines anderen, 49 cm langen *Acanthias* lieferte folgende Werte:

Größte Breite der Pupille in mm	Größte Höhe der Pupille in mm	Produkt beider Zahlen = Maß für die Pupillenweite	Fernpunkt- distanz in cm
4,5	6,0	27	28
5,5	7,0	38,5	26
6,5	7,0	45,5	35
7,0	8,0	56	31
7,5	8,0	60	35

Das Ergebnis ist in der der vorigen ziemlich ähnlich gestalteten Kurve (Fig. 4) dargestellt.

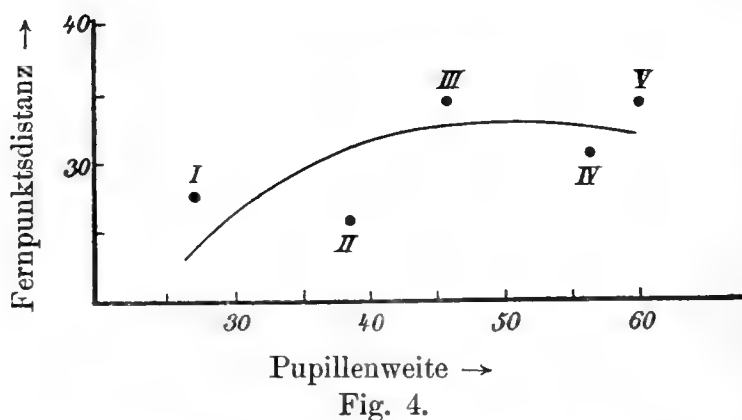


Fig. 4.

Das rechte Auge desselben Tieres, zu den gleichen Zeiten wie das linke gemessen, lieferte eine ganz andere Reihe von Werten, wie die folgende Tabelle und Kurve (Fig. 5) beweisen.

Größte Breite der Pupille in mm	Größte Höhe der Pupille in mm	Produkt beider Zahlen = Maß für die Pupillenweite	Fernpunkt- distanz in cm
4,4	5,5	24	44
6,5	5,5	36	27
5,5	8,0	44	33
7,0	8,0	56	40
6,2	7,5	46,5	32

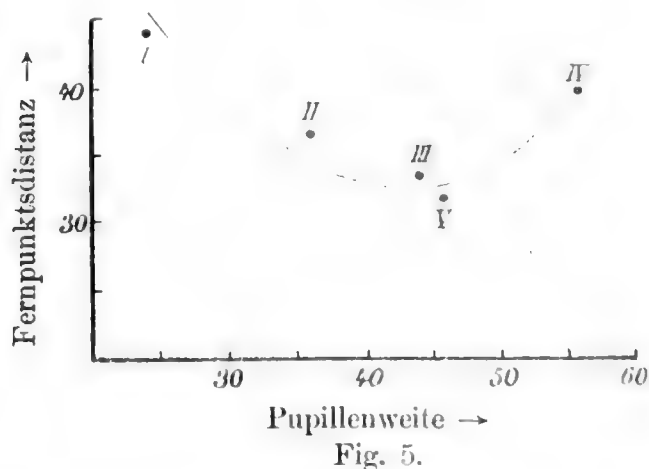


Fig. 5.

Was folgt hieraus?

Die in jeder einzelnen Kurve innerhalb der Messungsfehler zum Ausdruck gelangende Regelmäßigkeit der Beziehungen zwischen Iris- und Linseneinstellung, namentlich die Wiederkehr ähnlicher Linseneinstellungen bei der Wiederkehr ähnlicher Pupillenweiten in der ersten Kurve (III und IX, X; I und II; V und VI; IV und VII, VIII) und in der dritten Kurve (III und V) garantiert für

die Richtigkeit der anfänglich gewiß paradox erscheinenden Tatsachen.

Die großen individuellen Variationen, die sogar zwischen den beiden Augen eines und desselben Tieres vorkommen, lehren, daß der ganze Vorgang bedeutungslos für den Hai ist.

Von einer wahren Accommodation kann man bei den beschriebenen Erscheinungen keinesfalls sprechen. Pupillenveränderung während der Accommodation ist zwar auch beim Menschen altbekannt (HELMHOLTZ), dabei aber handelt es sich stets um eine mit der Accommodation für die Nähe gleichzeitige Verengung der Pupille, während sich für die Haie absolut keine Regel darüber aufstellen läßt.

Die Einstellungsänderung unter dem Einfluß der Irisbewegung läßt sich auch noch am enukleierten Auge konstatieren, dessen Iris noch auf Licht reagiert, während die unter dem Einfluß des Nervensystems stehende Accommodation der Teleostier durch Enukleation des Auges sicher aufgehoben wird (BEER).

An einem im diffusen Tageslicht befindlichen enukleierten Hai-auge maß die Pupille 3,2; 4,8 mm (dieses Symbol soll hier und im folgenden bedeuten: 3,2 mm Breite und 4,8 mm Höhe), der Fernpunkt lag in 33,5 mm. Im Dunkeln dehnte sich die Pupille bis auf 6,0; 6,5 mm aus, der Fernpunkt des Auges rückte in 46 cm Ferne. Allmählich kontrahierte sich die Iris bei Belichtung wieder. Bei 5,4; 6,0 mm Pupillenweite wurde die Fernpunktsdistanz zu 41 cm gefunden. Bei 3,2; 4,8 mm Pupillenweite betrug die Fernpunktsdistanz nur noch 33 cm, was mit dem zuerst gefundenen Werte im guten Einklange steht.

Wie kommt nun die Veränderung der Einstellung zu stande?

Sicher nicht durch Veränderung der Linsenkrümmung, wie man auf Grund theoretischer Erwägungen sowie der Analogie mit Teleostiern mit größter Bestimmtheit erschließen kann (cf. meine früheren Darlegungen).

Vielmehr geschieht die Veränderung der Einstellung wie bei Teleostiern durch Ortsveränderung der Linse.

Die Ortsveränderung der Linse ist nämlich sehr leicht durch direkte Beobachtung zu konstatieren. Denn bei größerer Fernpunktsdistanz beträgt die Entfernung des vorderen Linsenpols vom Hornhautscheitel bis etwa 2 mm und ist damit viel größer als bei geringerer Fernpunktsdistanz, wo in extremen Fällen nur ein außerordentlich geringer Abstand von etwa $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ mm zwischen Linse und Hornhaut beobachtet wurde. Leider verbieten die bei

Haie sehr häufigen Hornhauttrübungen (Trübungen und Loslösungen der *Conjunctiva corneae*) meistens diese Beobachtung¹⁾.

Welche Faktoren nun die Linse zwingen, bald vorwärts, bald rückwärts zu wandern, ist im einzelnen schwer zu sagen. Nur so viel gilt allgemein: Bei Verengerung der Pupille kann die Iris eine weit vorgeschobene Linse nach hinten drücken. Bei Verengerung der Pupille kann jedoch die Linse auch gerade nach vorn gezogen werden, denn nahe am ventralen Pupillarrand entspringt von der Iris der Linsenmuskel, und dieser inseriert an der Linse, die Iris zieht daher bei der Kontraktion die Linse nach vorn-oben. In jedem Auge mag teils diese, teils jene Wirkung überwiegen. Kontraktions- und Expansionszustände des Linsen-

1) Die Beobachtung erfolgt, indem man von oben her den im Wasser befindlichen Kopf des Tieres betrachtet, wie es BEER (p. 571) beschreibt. In Luft wirkt die Hornhaut (*c* in Fig. 6) als Sammellinse, sie vergrößert infolge der bei 1 erfolgenden Brechung die Iris *i*, und diese scheint dadurch, von oben (*o*) gesehen, die ganze vordere Augenkammer bis *a*₁ auszufüllen. Die Linse *l* aber ist nicht oder günstigstenfalls nur sehr wenig zu sehen, da die von ihr ausgehenden Lichtstrahlen bei 2 und 3 kaum mehr stark genug gebrochen werden, um in das Auge des Beobachters zu gelangen. Unter Wasser erfolgt keine nennenswerte Brechung an der Hornhaut, der ganze Effekt ist daher aufgehoben, und die Hornhaut springt wie eine gewölbte Blase vor, Vorderkammer, Iris und Linse sind in ihrer Ausdehnung und Lage genau zu erkennen. Die Hornhaut scheint dabei stärker gewölbt als bei dem in Luft betrachteten Auge. Dies ist jedoch nur scheinbar, denn objektive Messung der Hornhautkrümmung (am einfachsten, indem man Stücke steifen Papiers mit kreisbogenförmigen Ausschnitten von bekannten Krümmungsradien an die Hornhaut anlegt und so die am besten passende Krümmungsstärke auf 1 mm genau bestimmt) ergibt in beiden Fällen denselben Wert.



Fig. 6.

muskels mögen die Komplikation noch erhöhen. So könnte man für jede der oben gezeichneten 3 Kurven eine Erklärung finden.

Eine Regelmäßigkeit der Beziehungen zwischen Pupillenweite und Fernpunktsdistanz läßt sich also wohl für jedes Auge, nicht aber für die Species nachweisen. Nur so viel gilt wahrscheinlich ganz allgemein, daß bei stark erweiterter Pupille, wenn womöglich der Linsenrand sichtbar ist, die Linse sehr weit nach vorn rückt; denn dies wurde wiederholt beobachtet. Wahrscheinlich berührt sie daher in dem etwas verdunkelten Tageslicht, in welchem der Hai lebt, den Hornhautscheitel. Es wird dadurch eine von mir früher (meine frühere Arbeit, p. 758) ausgesprochene Vermutung bestätigt.

Es wäre nun noch denkbar, daß eine regelrechte Accommodation in diesem letztgenannten Falle, wenn nämlich die Linse sehr weit gegen den Hornhautrand gerückt ist, möglich wird. Daß aber dem Hai überhaupt die Fähigkeit der Accommodation fehlt, beweisen die

Versuche mit elektrischer Reizung. Ich ging bei diesen Versuchen wiederum aus von der Frage: Besitzen die Selachier die Fähigkeit der Accommodation?

Nachdem BEER die Accommodation durch Ortsveränderung der Linse nur bei Teleostiern hatte feststellen können, ich aber den hierzu erforderlichen Linsenmuskel, die „Campanula Halleri“, den man bisher den Selachiern abzusprechen pflegte, auch im Selachierauge gefunden hatte, lag es nahe, die von BEER angestellten Versuche am Selachierauge zu wiederholen.

Um Kontrollversuche anzustellen, suchte ich zunächst bei Teleostiern die Funde BEERS nachzuprüfen; mit bestem Erfolge.

Ich verwandte einen RUHMKORFFSchen Induktionsapparat von etwa 40 cm Rollenlänge¹⁾ mit 4 mit frischer Flüssigkeit vollgefüllten Chromsäure-Elementen im primären Stromkreise. Zur Erzielung möglichst großer Stromdichte wurden die von der sekundären Spirale kommenden Drähte in dickwandige Gummi-

1) Kleinere Apparate, mit denen ich zuvor zu arbeiten versuchte, hatten entweder gar keine oder nur ziemlich schwache Wirkung auf das untersuchte Auge, was jedenfalls in den vielen Stromschleifen, die sich bei Reizung des Auges unter Seewasser nicht vermeiden lassen, seinen Grund hat. Auch BEER mußte starke Ströme anwenden.

schläuche eingezogen. An ihre Enden wurden Elektrodennadeln befestigt und die Befestigungsstelle mit Wachs stromdicht umschlossen. So lieferte der Apparat Funken von 4, im günstigsten Falle von $4\frac{1}{2}$ cm Länge.

Jetzt werden die aus der Wachsumschließung möglichst kurz hervorragenden Nadelelektroden vorsichtig in die Conjunctivaresten eines enukleierten Teleostierauges und dann in den Boden eines unten mit Kork ausgelegten kleinen Glasschälchens gestochen. Auf diese Weise wird das Auge zugleich in den Stromkreis gebracht und in seiner Lage fixiert. Das Glasschälchen wird so weit mit Seewasser gefüllt, daß das Auge völlig darin untertaucht; denn nur unter Wasser läßt sich die Lage der Linse kontrollieren, wie schon oben gezeigt wurde.

Wird nunmehr der Strom geschlossen und damit das Auge gereizt, so läßt sich deutlich der Effekt der Linsenretraktion beobachten, wenn man das Auge von der Seite betrachtet. Der Versuch gelang bei allen untersuchten Arten der Teleostiergattungen *Cottus*, *Anarrhichas*, *Labrus* und *Pleuronectes*¹⁾. Blickt man direkt

1) Am präzisesten arbeitete der Accommodationsapparat bei *Cottus*, aber wohl nur deshalb, weil ich von dieser Art das kleinste Auge hatte, in welchem sich der Strom am wenigsten verzweigt. Wenn BEER bei *Blennius* und beim Seepferdchen (*Hippocampus*), den kleinsten Fischen mit den kleinsten Augen, dieselbe Beobachtung macht, so hat dies offenbar auch nur in der Kleinheit des Objektes seinen Grund, und ein großes Erstaunen hierüber halte ich für ebenso unberechtigt, wie den daraus gezogenen Schluß, daß *Blennius* oder das Seepferdchen ganz besonders scharf sähen. Andere Beobachtungen, insbesondere solche über das Gebaren der Tiere, mögen diesen Schluß vielleicht eher rechtfertigen. — Bei *Gadus virens* fand ich keine Accommodation, ohne ihr Fehlen behaupten zu wollen. Die Beobachtung steht allerdings in vollem Einklange damit, daß BEER bei anderen Gadiden gleichfalls keine Accommodation fand. Bei großen Tieren der Species *Gadus virens* und *Gadus morrhua* im Aquarium sah ich ferner stets den vorderen Linsenpol die Hornhaut berühren, was höchstens der Ruhelage der Linse entsprechen könnte. Gegen das Fehlen der Accommodation bei diesen Tieren spricht aber die Lebhaftigkeit derselben. Namentlich *Gadus virens* ist ein äußerst agiler Fisch, der selten zur Ruhe kommt, und bei solchen pflegt nach BEER die Accommodation am raschesten zu erfolgen. — Die Reizbarkeit der enukleierten, im Seewasser befindlichen Augen dauerte nie sehr lange, in keinem Falle konnte ich nach mehreren Stunden oder gar nach Tagen noch eine elektrische Reizung erzielen, wie BEER will, auch wenn ich den Muskel nicht durch häufige oder lange dauernde Reizung er-

auf die Iris und die Pupille, so wird eine Seitwärtsbewegung der Linse bemerkbar, die Beobachtung wird allerdings etwas gestört durch die präziser eintretende Iriskontraktion. Bei geeigneter Lage des Auges läßt sich auch die Seitwärtsbewegung der Linse in Kombination mit der Rückwärtsbewegung erkennen. In all diesem kann ich nur BEERS Beobachtungen bestätigen.

Bei Selachiern dagegen arbeitete ich mit demselben negativen Erfolge wie BEER, so sehr ich auch die Versuchsbedingungen variieren mochte. Ich reizte das in der Orbita befindliche und das enukleierte Auge in und außer dem Wasser, eröffnet und uneröffnet, und ließ den Strom in allen Richtungen durchfließen. In keinem Falle konnte ich durch direkte Beobachtung oder durch Skiaskopie auch nur eine Spur von Accommodation nachweisen. Ich machte diese Versuche an Tieren mit weiter und an solchen mit enger Pupille, an lebhaften und an ruhigen Tieren, bei Tag und bei Nacht; alles vergeblich. Auch die unmittelbare Reizung des freigelegten Linsenmuskels, vor oder nach Abtrennung der Linse vom Muskel, bewirkte nichts.

Man könnte nun noch glauben, die Kontraktion eines so kleinen Muskels sei der Beobachtung entgangen. Aber diese Vermutung wird durch eine andere Tatsache widerlegt. Die Iris ist bei Teleostiern leichter und stärker reizbar als der Linsenmuskel, bei Selachiern müßte man demnach eine noch stärkere, noch leichter nachweisbare Reizbarkeit der Iris erwarten, da bei ihnen die Iris mit starker Muskulatur versehen und die Pupille der größten Exkursionen fähig ist. Aber auch die Iris der Selachier reagierte bei keinem Versuche auf den elektrischen Reiz, selbst dann nicht, wenn ich die Nadeln durch die Sclera oder Cornea hindurch in den Bulbus stach.

Diese Tatsache ist merkwürdig genug, aber doch wohl nicht mehr anzuzweifeln. Vom Linsenmuskel, der histologisch, wie ich

müdete. Verschaffte man sich durch Entfernung eines nasalen oder temporalen Bulbussegments — natürlich unter Schonung des Accommodationsapparates! — einen Einblick in den Bulbus, so trat das Absterben nur noch früher ein, die Beobachtung der Linsenretraktion jedoch wurde nur wenig deutlicher. — Leicht in die Augen fallend ist das starke Verblassen der prachtvoll blauen Farbe im Integument von *Labrus mixtus* während der Dauer der elektrischen Reizung.

früher zeigte, der Irismuskulatur völlig gleicht, können wir nunmehr unbedenklich dasselbe annehmen.

Die intraokulare Muskulatur der Selachier ließ sich also durch elektrische Ströme nicht reizen.

Versuche mit Reizung durch Licht. Die Versuche von ARNOLD, BROWN-SEQUARD, STEINACH und anderen haben gezeigt, daß die Iris von Teleostiern und Amphibien nicht nur Bewegungen, die durch elektrische Reizung ausgelöst werden, ausführt, sondern daß außerdem auch die ausgeschnittene, vom Nervensystem getrennte Iris sich auf direkte Reizung durch Belichtung hin kontrahiert. Beide Fähigkeiten lassen sich voneinander trennen, denn Atropin vernichtet oder schwächt die elektrische Erregbarkeit (BEER), während die Fähigkeit, auf Licht zu reagieren, ungeschwächt erhalten bleibt (STEINACH, BEER). Von diesen zwei Fähigkeiten der Fisch- und Amphibieniris findet sich bei den Säugetieren, soweit bekannt, nur die erste, die Fähigkeit, auf elektrische Reize zu reagieren. (Die Lichtreaktion der menschlichen Pupille steht bekanntlich unter dem Einfluß des Sympathicus [Dilatation] und Vagus [Kontraktion] und findet bei enukleiertem Auge nicht mehr statt.)

Bei den Selachiern dagegen konnte nur die Fähigkeit der Iris, direkt auf die Belichtung zu antworten, gefunden werden.

Schon das Auge des unversehrten Tieres ließ niemals spontane Irisbewegungen erkennen.

Wird jedoch das Auge plötzlich heller beleuchtet, so antwortet es mit darauf folgender allmählicher Iriskontraktion. Verdunkelung des Gesichtsfeldes hat wiederum Dilatation zur Folge.

Der Effekt ist um so deutlicher zu konstatieren, je agiler das betreffende Individuum im allgemeinen ist, je größer die Belichtungsunterschiede sind und je besser das Tier vorher dunkeladaptiert ist. Dauernde Belichtung scheint einen ermüdenden Einfluß auf die Iris auszuüben und bewirkt eine dauernde Mydriasis.

Enukleation des Auges hebt den Effekt nicht auf. Das in Seewasser aufbewahrte Auge reagiert noch ungeschwächt auf Belichtung mehr als 24 Stunden lang¹⁾. Dann erst tritt das

1) Vgl. auch den p. 437 mitgeteilten Versuch. — Versuche mit der rezidierten Iris gelangen mir nicht, ebensowenig hatte ich

Absterben der Iris, d. h. das Aufhören der Reaktion auf Licht ein, und zwar stets bei stark verengter Pupille.

Z. B.: Die Pupille eines dunkeladaptierten Auges mißt 6 mm Breite und 7 mm Höhe. Das Auge wird enukleiert, wobei sich infolge der hierzu erforderlichen Belichtung die Pupille etwas verengte. Es wird nun in einem mit Seewasser gefüllten Schälchen auf einen Tisch an einem hellen Fenster¹⁾ gestellt, jedoch dunkel eingedeckt. Nimmt man nach einer Weile die Eindeckung fort, so hat sich die Pupille inzwischen wieder auf das alte Maß ausgedehnt, sie verengt sich aber jetzt unter der eintretenden Belichtung zusehends, indem ringsum, namentlich aber von den Seiten und von oben her die Iris sich vorschiebt, und in 30 Sekunden ist die Pupille nur noch 3,0 mm breit und 5,5 mm hoch. Eine weitere meßbare Pupillenverkleinerung tritt dann nicht mehr ein.

Die Pupillenverengung, die sich hier in einer halben Minute abspielte, läßt sich erheblich verlangsamen, wenn die Belichtung des Auges weniger stark ist.

Dasselbe Auge, mit welchem der vorige Versuch angestellt wurde, wird alsbald wieder ins Dunkle gebracht, wo die Pupille sich erweitert. Dann wird die Eindeckung entfernt, während die Pupille 6 mm breit und 7 mm hoch ist, und das Auge wird mäßiger Belichtung ausgesetzt. Nach 30 Sekunden mißt die Pupille nur noch 4,5 mm Breite und 5,5 mm Höhe. Nach einer weiteren Minute wird die Breite zu 4,8 und die Höhe zu 5,0 mm gemessen. Nach 3 weiteren Minuten: Breite 4,5 mm, Höhe 5,5 mm. Nach 4 $\frac{1}{2}$ weiteren Minuten: Breite 3,0 mm, Höhe 5,2 mm. Weitere Pupillenverkleinerung findet nicht statt.

Also in beiden Fällen, bei stärkerer sowie bei schwächerer Belichtung, gelangte die Iris — innerhalb der Messungsfehler — zu demselben Grade der Verkleinerung, aber im ersten Falle schon in einer halben Minute, im zweiten erst nach etwa 9 Minuten. Dabei scheint die Höhenabnahme noch schneller vor sich zu gehen als die Breitenabnahme.

Die Wiederholung beider Versuche in umgekehrter Reihenfolge zeigte, daß nicht etwa größere Länge der nach der Enukleation verstrichenen Zeit die Ursache der Kontraktionsverzögerung im zweiten Falle war.

Erfolg, wenn ich das postäquatoriale Bulbussegment entfernte. In beiden Fällen trat baldige ziemlich starke Pupillenverengung ein, und die Reizbarkeit der Iris durch Licht war aufgehoben.

1) Die Sonne schien jedoch nicht, was ja in Bergen überhaupt verhältnismäßig selten der Fall ist.

Bei noch schwächerer Belichtung, nämlich im Halbdunkel, geht der Prozeß noch langsamer von statten, und die Verkleinerung der Pupille ist weniger beträchtlich.

Die Dilatation der Pupille im Dunkeln scheint langsamer von statten zu gehen als die Kontraktion bei Belichtung.

Enukleiert man ein Auge an einem Morgen, so läßt sich meist an diesem und auch noch am folgenden Tage die Reaktion der Iris auf Licht deutlich konstatieren. Ob sie am zweiten Tage langsamer erfolgt, wurde nicht ermittelt. Am Morgen des dritten Tages findet man meist die Pupille, auch wenn sie vor Licht geschützt war, stark verengt. Reaktion auf Licht ist nicht mehr bemerkbar. Die Verengerung nimmt mitunter noch etwas zu; in jedem Falle aber ist am nächsten Morgen die Pupille wieder größer, und zugleich die Iris eingesunken. Bald sinkt auch die Cornea ein, die Pupille erweitert sich noch etwas mehr, während das Auge in Maceration übergeht.

Es ist noch zu bemerken, daß eine langdauernde, einstündige Einwirkung des Wechselstroms vom Induktionsapparat auf das Auge die Reizbarkeit der Iris durch Licht nicht herabsetzt.

Versuche mit sauerstoffarmer Atmosphäre. Die Versuche mit sauerstoffarmer Atmosphäre, zu deren Beschreibung ich nunmehr übergehe, wurden erst in der letzten Woche meines Bergenser Aufenthaltes begonnen. Die Kürze der Zeit und die nicht für physiologische Versuche bestimmte Einrichtung des Laboratoriums brachten es mit sich, daß alles an den Versuchen improvisiert werden mußte und manches unvollkommen blieb. Wollte ich noch zu Ergebnissen dieser Versuche kommen, so durfte ich letztere nicht immer um einen Tag hinausschieben, wenn vielleicht irgend ein nebensächliches Chemikal fehlte. Da ich indessen mit den einfachsten Mitteln zu positiven Resultaten gelangte, so scheinen mir diese schon deshalb mitteilenswert. Daß die Versuchsbedingungen in zwar nicht vollkommener, aber doch im Grunde einwandfreier Weise hergestellt wurden, dürfte aus der Harmonie zwischen meinen Ergebnissen und den Befunden anderer hervorgehen.

Es sollte geprüft werden, wie die gegenüber dem elektrischen Strome sich so merkwürdig indifferent zeigende Irismuskulatur sich in sauerstofffreier bzw. sauerstoffarmer Atmosphäre verhält.

Zu diesem Zwecke erwies es sich nicht als erforderlich, die bloße Iris der veränderten Atmosphäre auszusetzen, man konnte

vielmehr die Iris des enukleierten intakten Auges beobachten. Die Augenhüllen gestatteten offenbar ein ungehindertes Diffundieren der Gase.

Die Versuche wurden mit Wasserstoff- und mit Stickstoffatmosphäre vorgenommen. Wasserstoff wurde durch Einwirkung von Schwefelsäure auf Zink gewonnen, das Gas sodann zur Reinigung nur langsam durch Wasser geleitet und unter einer mit Seewasser erfüllten Glasglocke aufgefangen, unter der sich auch in einem gerade hinreichend großen und tiefen Glasschälchen das zu untersuchende Auge befand. Das Gas verdrängte sodann das Seewasser aus der Glasglocke, am Boden jedoch blieb das Glasschälchen mit dem in Seewasser befindlichen Auge zurück, umgeben von der Wasserstoffatmosphäre. Absolute Reinheit der letzteren kann dabei keineswegs garantiert werden; daß aber die Sauerstoffspannung stark herabgesetzt war, erkannte man, wenn man nach 24 Stunden die Glasglocke abhob und das Gas entzündete. Es verbrannte dann langsam mit ruhiger, fast unsichtbarer Flamme, die auf ziemlich reinen Wasserstoff hindeutet. Zur Vorsicht wurden als Glasglocken meist möglichst hohe Cylindergläser benutzt, die umgekehrt in eine Schale von nur sehr wenig größerem Durchmesser gestellt wurden. So wurde ein möglichst großes Wasserstoffvolumen mit möglichst wenig O-haltigem Wasser in Berührung gebracht. In diesem Falle wird allerdings die Ausmessung der Pupille des untersuchten Auges unmöglich. Dieselbe ist auch nicht unbedingt nötig, denn auch ohne Messung ist eine stark dilatirte, kreisrunde Pupille leicht und scharf von einer verengten, elliptischen Pupille zu unterscheiden. Will man jedoch Messungen ausführen, so muß man das Gas unter einer möglichst flachen Glasschale auffangen, die es erlaubt, von außen nahe genug an das unter ihr befindliche Auge heranzukommen und die Pupille zu messen. In diesem Falle schien es mir jedoch geboten, das Gas nach einigen Stunden zu erneuern. Der ganze Versuch wurde auf einem Tisch an einem hellen Fenster angesetzt, der Wasserstoffraum mit dem darin befindlichen Auge konnte nach Belieben dunkel eingedeckt und wieder aufgedeckt werden.

Die Versuche mit Stickstoffatmosphäre wurden ganz analog angestellt. Der Stickstoff wurde in sehr primitiver Weise aus der atmosphärischen Luft gewonnen, indem aus einem unter Wasser abgeschlossenen Luftvolumen der Sauerstoff durch Verbrennen von rotem Phosphor absorbiert und der zurückbleibende Stickstoff wiederum nur durch Wasser gereinigt wurde. Der zum Versuch

verwendete Stickstoff war nach 20 Stunden wenigstens noch bis zu dem Grade sauerstofffrei, daß eine Kerze in ihm unfehlbar verlosch.

Die wichtigsten Versuche verliefen folgendermaßen:

Einem frisch getöteten Tiere wurden eines Morgens beide Augen enukleiert, das eine unter flacher Glasschale in Wasserstoffatmosphäre gebracht, das andere in gewöhnlicher Luft belassen. Das Tier war nicht dunkel adaptiert, beide Pupillen waren daher unbeweglich und maßen 5,0 mm Breite und 6,0 mm Höhe. Sie wurden ins Dunkle gebracht und beide hierin mehrere Stunden belassen. Im Dunkeln erholte sich die Irismuskulatur offenbar und wurde wieder beweglich. Mittags wurden die Augen vorübergehend belichtet, um den Wasserstoff zu erneuern. Die Iris kontrahierte sich bei beiden, und zwar bei dem in Wasserstoff befindlichen anscheinend etwas stärker, nämlich bis auf 3,0; 4,5 mm Pupillenweite, die andere auf 3,5; 5,0 mm. Es ist indessen möglich, daß dieser Unterschied innerhalb der Messungsfehler liegt, da die in Wasserstoff befindliche nur hinter dem Glase beobachtet und durch dieses hindurch gemessen werden konnte. Dann wurden sie wieder bis zum Abend im Dunkeln belassen. Abends, d. h. etwa 8—9 Stunden nach Beginn des Versuchs, wurde wieder belichtet. Die Iris des in Wasserstoff befindlichen Auges kontrahierte sich nur bis auf 4,5; 5,5 mm Pupillenweite, die andere jedoch bis auf 3,5; 5,0 mm. Durch die Messung des ersteren durch das Glas hindurch kann der obige Wert eher zu klein als zu groß abgelesen worden sein.

Hieraus folgt — was auch der Augenschein deutlich bestätigte — daß bei Belichtung die Iris des in Wasserstoff befindlichen Auges sich vielleicht gar nicht, sicher weniger als die des normalen Auges kontrahierte.

Der Versuch wurde abgebrochen und an den nächsten zwei Tagen wiederholt:

Zwei Augen eines dunkeladaptierten Tieres wurden unter genau gleiche Glasglocken gesetzt, das eine in Luft, das andere in Wasserstoff. Die deutlich erkennbare Wirkung war die gleiche wie tags zuvor. Beide Augen wurden um 2 Uhr ins Dunkle gebracht. Nach 5 Stunden zeigte sich bei Belichtung, daß die Pupille des in Wasserstoff befindlichen Auges sich viel weniger kontrahierte als die andere. Zum Ueberfluß wurde der Wasserstoff nochmals erneuert, die Augen darauf bis zum nächsten Morgen 10 Uhr im Dunkeln belassen. Dann wurden sie belichtet, wobei die Glasglocken entfernt wurden. Das normale Auge zeigte schon im Dunkeln eine enge Pupille von den Dimensionen 3,4; 6,8 mm. Die Iris reagierte dabei nicht mehr auf Licht, sie war also (scil. in dieser Hinsicht) schon abgestorben. Die Pupille des Wasserstoffauges war nicht verengt, sie maß 4,7; 7,5 mm. Nach weiterem halbstündigen Aufenthalt in gewöhnlicher

Atmosphäre im Dunkeln wurde bei dem normalen Auge eine Verstärkung der Todeskontraktion bis auf 2,9; 5,5 mm Pupillenweite notiert, und die vorher dilatierte Pupille des Wasserstoffauges hatte sich bei Luftzutritt nachträglich im Dunkeln kontrahiert bis auf 3,4; 6,5. Der Augenschein bestätigte die erfolgte Kontraktion. Nach weiterem halbstündigen Aufenthalt im Dunkeln war das normale Auge unverändert, am Wasserstoffauge war die Kontraktion verstärkt: 2,7; 6,2 mm. In den darauf folgenden Stunden zog sich die Pupille des letzteren noch mehr zusammen, denn am Nachmittag konstatierte ich die Pupillenweite 2,0; 4,7 mm. Dabei blieb es. Am nächsten Morgen waren beide Iriden, die natürlich auf Licht schon längst nicht mehr reagierten, eingesunken und etwas dilatiert.

Es soll nun noch ein Versuch mit Stickstoffatmosphäre beschrieben werden.

Der Versuch wurde mittags angesetzt, beide Pupillen maßen 6,0; 7,0 mm. Beide Augen wurden, unter vollständig gleichen Glasglocken befindlich, im Hellen belassen, wo sich beide Pupillen kontrahierten. Nach 3 Stunden zeigte sich noch kein Unterschied zwischen den beiden Pupillen. Nach weiteren 4 Stunden jedoch hatte sich die Pupille des Stickstoffauges merklich erweitert, die des normalen Auges nicht. Die Augen wurden über Nacht ins Dunkle gebracht. Am nächsten Morgen war bei dem normalen Auge im Dunkeln starke Todeskontraktion eingetreten, die Pupille des Stickstoffauges war noch stark dilatiert, kontrahierte sich aber nach Sauerstoffzutritt nachträglich im Dunkeln, bis ihre Weite der des normalen Auges gleichkam, nämlich 2,5; 4,2 mm maß und gleich jener gegen Licht nicht mehr reizbar war.

Stickstoffatmosphäre hatte also genau dieselbe Wirkung wie Wasserstoffatmosphäre. Es wird dadurch bewiesen, daß das Wesentliche nicht in der Gegenwart eines der zugeführten Gase liegt — Stickstoff und Wasserstoff sind ja auch beide durchaus indifferente Stoffe für den Organismus — sondern in der Verminderung der Sauerstoffspannung.

Zusammenfassend können wir daher sagen:

1) Sauerstoffmangel bewirkt, auch im Hellen, Dilatation und hebt die Lichtreaktion der Iris auf.

Nachträglicher Sauerstoffzutritt führt wieder Kontraktion der Iris im Lichte herbei.

2) Sauerstoffmangel verhindert auch die Todeskontraktion der Iris.

Nachträglicher Sauerstoffzutritt bewirkt, auch im Dunkeln, nachträgliche Todeskontraktion.

Diskussion der Befunde.

Das Fehlen der Accommodation bei Selachiern, das ich nunmehr als definitiv erwiesen betrachte, steht nicht einzig da und macht das Auge keineswegs zu einem völlig wertlosen Organ. In einer gewissen Entfernung wird das Auge stets die Fähigkeit des deutlichen Sehens haben. Unter den Wirbeltieren scheinen nach BEERS Untersuchungen noch manche Fische und anure Amphibien der Accommodation zu entbehren. In der Reihe der Wirbellosen ist die Accommodation zwar durch BEER bei Cephalopoden erwiesen und durch HESSE bei Pecten unter den Mollusken und bei Alciopiden unter den Polychäten wahrscheinlich gemacht worden. Aber für die meisten Klassen der Wirbellosen wissen wir von einer Accommodation nichts. Bei den Arthropoden fehlt sie bestimmt. EXNER meint zwar (p. 188), daß das Fehlen der Accommodation durch die Dicke der Retina aufgewogen werde, die es ermöglichen soll, daß die Bilder auch von verschieden weiten Gegenständen stets noch innerhalb der Netzhaut befindlich sind. Ähnliches sagt HENSEN (p. 225) über das Pectenauge. Dem möchte ich erwidern: wenn tatsächlich die Retina in ihrer ganzen Dicke lichtempfindlich ist, so erkennen wir leicht, daß dies nicht einen Vorteil für das Sehen, sondern nur einen Nachteil bedeuten kann. Die Retina empfängt dann nämlich nicht nur das in „Bildweite“ von der Linse entworfene deutliche Bild, sondern auch die etwas vor und etwas hinter dem Sammelpunkte der Strahlen befindlichen, unendlich vielen undeutlichen Bilder, die zweifellos störend wirken. Ähnlich wie EXNER, aber viel vorsichtiger und die physikalischen Verhältnisse besser berücksichtigend, hatte sich schon viel früher GRENACHER geäußert. Er sagt (p. 144): „Vielleicht findet er (der Accommodationsapparat) hier einen teilweisen Ersatz in der relativen Längenentwicklung der Stäbchen, so daß etwa entferntere Objekte, deren Bilder auf den vorderen, der Linse zugewandten Enden der Stäbchen zur Vereinigung kommen, mehr auf diese Enden einwirken, nähere Objekte dagegen, die mehr in der Tiefe der Retina projiziert werden, erst an den hinteren Enden der Stäbchen den Reiz auslösen — aber das sind nur Vermutungen, denen man gewiß mit Recht entgegenhalten kann, daß das die Stäbchen meist bis zu ihrem Vorderende einhüllende Pigment einer Bildprojektion auch in nur geringer Entfernung hinter den vorderen Stäbchenenden schon ein bedenkliches Veto entgegenstellen muß.“

Jedenfalls steht es fest, daß das Accommodationsvermögen vielen Tieren abgeht, die trotzdem wohlentwickelte Augen haben, und wir erkennen daraus, daß ein accommodationsloses Auge keineswegs völlig bedeutungslos ist. Bedeutet doch die Erfindung der Staroperation eine der wichtigsten Errungenschaften der Augenheilkunde, obwohl dem operierten Auge die Accommodation natürlich fehlt.

Das Fehlen der Accommodation bei Selachiern ist nun sicher ein sekundäres, darauf deutet das Vorhandensein des Linsenmuskels hin. Würden die Vorfahren der Selachier nie accommodiert haben, so fänden wir sicher keine Reste des Accommodationsapparates, weder den Linsenmuskel noch die später zu besprechenden Hinweise auf einen ehemaligen Processus falciformis. Ich möchte sogar auf Grund einiger nachträglich angefertigter mikroskopischer Präparate behaupten, daß der Linsenmuskel des erwachsenen Acanthiasauges schwächer ist als der früher von mir abgebildete Muskel des embryonalen Auges von *Acanthias blainvilli* (Taf. XXIX, Fig. 3), so daß der Muskel sich noch ontogenetisch zurückbildet. Vollkommene Sicherheit hierüber konnte ich leider nicht erlangen, denn die kleinste Aenderung der Schnittrichtung läßt hierin sicher ein anderes Bild zu stande kommen.

Teilweise wird das Fehlen der Accommodation vielleicht aufgewogen durch die große Exkursionsfähigkeit der Pupille, einen Vorteil, durch welchen die Selachier unter den Fischen einzig dastehen. Es ist aber zweifellos, daß der Wegfall des Accommodationsvermögens doch eine Schädigung des Auges bedeutet, und diese wird wohl am ehesten durch das ganz eminent entwickelte Geruchsorgan gutgemacht, und wahrscheinlich durch das Gallertröhrensystem, das, wie ich GEGENBAUR entnehme, bei Selachiern aus besonders zahlreichen, vornehmlich am Kopf verteilten Elementen besteht und daher wahrscheinlich eine recht distinkte hydrodynamische Druckempfindung ermöglicht, die z. B. beim Verfolgen von Beutetieren von Nutzen sein mag.

Leider erst während der Drucklegung dieser Arbeit wurde ich mit den wichtigen, höchst fesselnd dargestellten Untersuchungen von W. A. NAGEL bekannt, von dessen Beobachtungen an Haifischen ich hier einige erwähnen muß. NAGEL findet die ganze Haut der Haifische außerordentlich empfindlich für chemische Reize, gibt indessen zu (p. 191): „Am wahrscheinlichsten bleibt es

immer, daß die Nase die Haifische beim Nahrungssuchen mittelst des chemischen Sinnes leitet.“ Ferner teilt NAGEL einige Beobachtungen mit, die mir auf die besagte Fähigkeit des Gallert-röhrensystems hinzudeuten scheinen. Er sagt (p. 187): „daß es bei den Haifischen . . . nicht oder wenigstens nicht allein der chemische Sinn ist, welcher die Haie die Gegenwart des Futters bemerken läßt. Sie müssen auf irgend eine Weise merken, wenn andere Haifische auf der Suche sind, oder wenn die großen Knochenfische sich daran machen, die zum Futter dienenden Sardinen zu fressen“. (p. 188) „Die Scyllien werden also im Aquarium auf die Gegenwart des Futters nicht durch den chemischen Sinn aufmerksam gemacht, sondern ganz vorzugsweise durch das Umherschwimmen ihrer Mitbewohner, welche schon das Futter bemerkt haben.“ Als Reaktionen auf lokale, hydrodynamische Druckänderungen möchte ich es auch auffassen, daß Haifische lange Zeit den Dampfschiffen folgen, daß sie, durch einige ihnen zugeworfene Fleischstücke gierig gemacht, „wahllos alles verschlucken, was ihnen vorgeworfen wird, selbst ungenießbare Materialien, wie Wergbündel etc.“ (p. 187), ferner, daß ein umherschwimmender Hai plötzlich eine Seitenbewegung nach einem Fleischstück macht, dem er auf 2—3 cm nahe kommt, während ein ruhender die Richtung, in welcher das Futter liegt, oft gänzlich verkennt, daß ferner Scyllien nach zugeworfenen Fischstückchen hinsprangen und sie gewandt erschnappten, sowie daß Scyllien mit dem Kopfe einem Fleischstück folgten, das man ihnen gerade wegnehmen wollte. NAGEL glaubt die beiden zuletzt genannten Beobachtungen auf Rechnung des Gesichtssinnes setzen zu müssen. Ich meine jedoch, ein hydrodynamischer Drucksinn reicht hierzu aus, da stets Bewegungen zur Wahrnehmung der Richtung erforderlich waren und nur durch solche die hydrodynamischen Druckschwankungen erzeugt werden. Ich kann mir nicht denken, daß Scyllien mit maximal verengter, spaltförmiger Pupille auch nur einigermaßen scharf sehen können, wie NAGEL annimmt. Wenn nach NAGEL sich die Scyllien im Aquarium im allgemeinen ebenso ungeschickt benehmen wie *Pristiurus*, ein Hai mit weit offenen Augen, so folgt daraus nicht, daß sie ebenso wie *Pristiurus* bei Tage gut sähen. Vielmehr dürften die weit offenen Pupillen von *Pristiurus* ebenso wie die von *Acanthias* einen unter dem Einfluß der ständigen Belichtung zu stande gekommenen abnormen Zustand darstellen, der eine Beeinträchtigung des Seh-

vermögens bedeutet. Keinesfalls dürfen wir übrigens annehmen, daß die Pupillendilatation auf Gewöhnung an das helle Licht beruhte. Ich habe zurzeit ein Käuzchen (*Athene noctua*) im Käfig, das tagüber ständig beunruhigt wird und daher tags munter ist und nachts schläft. Es sieht zweifellos bei hellem Tageslicht außerordentlich scharf, das beweist sein ganzes Gebaren aufs deutlichste. Trotz dieser Gewöhnung ans Tageslicht sind die Pupillen stets stark kontrahiert und zugleich sehr beweglich. Ganz anders bei *Acanthias*. — Ich bemerke noch, daß selbstverständlich ein großer Unterschied besteht zwischen hydrodynamischer und hydrostatischer Druckempfindung, und nur die erstere habe ich dem Gallertröhrensystem zugeschrieben. Diese Annahme würde es auch erklären, daß Teleostier nach einseitiger Vagusdurchschneidung „leichte Störungen der Orientierung im Raume und der Koordination der Bewegungen“ beobachten ließen (NAGEL, p. 192).

Man könnte nun zwar einwenden, daß das eingangs geschilderte Benehmen der Haie im Aquarium gegen eine derartig hohe Bedeutung des Gallertröhrensystems spreche; die Tiere würden nicht überall mit ihrem Rostrum anstoßen, wenn ihre Druckempfindung eine feinere wäre. Das Rostrum ist nämlich mit Gallertröhren dicht erfüllt (und mithin nicht einfach so derb behäutet, wie NAGEL annimmt). Aber es ist zu bedenken, daß so schwache Druckänderungen, wie bei den doch relativ langsamen Bewegungen der Tiere im Aquarium, nicht zu vergleichen sind mit denen, die im Freileben der Tiere sicher vorkommen. Der Meeresgrund ist nicht durch Felsen eingeengt, wie das wenn auch noch so große Aquarium, vor diesen Hindernissen sich zu hüten hat der Fisch daher nicht gelernt, die hierbei auftretenden Druckänderungen liegen sogar vielleicht unter der Reizschwelle. Aber beim Verfolgen von Beutetieren werden viel größere Bewegungsgeschwindigkeiten entfaltet, jetzt setzt wahrscheinlich erst die Tätigkeit des Gallertröhrensystems ein, und jetzt wird jede Veränderung des Druckanpralls, die das verfolgte Tier durch Aenderung der Bewegungsrichtung verursacht, deutlich wahrgenommen.

Das physiologische Verhalten der intraokularen Muskulatur ist in verschiedener Hinsicht interessant, wenngleich manches an den beobachteten Tatsachen etwas dunkel und unklar bleibt.

Die hierauf bezüglichen Beobachtungen wurden nicht am Linsenmuskel festgestellt, sondern an der Iris, deren Bewegungen ja sehr leicht zu beobachten sind.

In der Iris von *Acanthias* habe ich nun zwar früher zweifellos zirkuläre und radiäre Fasern nachweisen können. Die zirkulären bilden einen wulstigen Sphincter, die radiären liegen in dünner Schicht an der Unterseite der Iris. Alle die Erscheinungen jedoch, die im folgenden diskutiert werden sollen, sprechen dafür, daß die zirkulären, als Sphincter wirkenden Fasern ausschlaggebend für die Ergebnisse der Versuche sind. Dies würde auch damit übereinstimmen, daß die Sphincterfasern an Masse die dilatatorischen überwiegen. — Bei Amphibien, wo ja ähnliche Erscheinungen wie bei Selachiern auftreten, findet STEINACH nur einen Sphincter, dessen Zellen übrigens mit denen des Selachierauges hinsichtlich der reihenweisen Anordnung der Pigmentkörnchen wohl völlig übereinstimmen. MAGNUS zeigte, daß die diesen Sphincter enthaltende innere Zone der Iris des Frosches zum Zustandekommen der Lichtreaktion genügt.

Es ist natürlich trotzdem klar, daß die gänzliche Vernachlässigung der radiären Fasern vorderhand einen wunden Punkt der folgenden Darstellung bildet. Aus den genannten Gründen soll jedoch im folgenden nur vom Sphincter gesprochen werden, wozu auch die noch mitzuteilenden Tatsachen zu berechtigen scheinen, während über eine Wirkung der radiären Fasern mir nichts bekannt ist.

Der Sphincter pupillae, bekanntlich retinalen Ursprungs, entsteht aus den Pigmentzellen des Retinaepithels, mit dem er im Selachierauge ständig in organischer Verbindung bleibt. Seine spindelförmigen Zellen sind pigmentiert, und es ist daher wohl eine zulässige Ausdrucksweise, vom Sphincter als von einer Anhäufung spindelförmiger Pigmentzellen zu sprechen.

Diese Pigmentzellen haben mit gewissen mesodermalen sternförmigen Pigmentzellen, z. B. den dunklen Chromatophoren der Froschhaut, deren Verhalten wir besonders durch BIEDERMANN kennen, eine Reihe von physiologischen Eigenschaften gemein: Reizung durch Licht bewirkt bei den Chromatophoren, wie außer BIEDERMANN auch STEINACH gezeigt hat, Kontraktion, wenn auch eine schwächere als die unter dem Einfluß des Nervensystems stehende, und Reizung durch Licht bewirkt auch die Kontraktion des Sphincters. Indifferente Gase, wie Stickstoff und Wasserstoff, bewirken keine Kontraktion von Chromatophoren, und diese Gase

verhindern auch die Sphinkterkontraktion auf Belichtung. Nach dem Tode tritt „Zusammenballung“ von Chromatophoren ein, und ganz entsprechend ist auch der abgestorbene Sphinkter kontrahiert. Erstickt man jedoch Tiere in Stickstoff- oder Wasserstoffatmosphäre, so wird die postmortale Zusammenballung der Chromatophoren verhindert, sie bleiben in Expansion, und dasselbe gilt von dem in Stickstoff- oder Wasserstoffatmosphäre absterbenden Sphinkter. Nachträglicher Sauerstoffzutritt bewirkt dann noch nachträgliche postmortale Zusammenballung der Chromatophoren, und nachträglicher Sauerstoffzutritt bewirkt auch nachträgliche Todeskontraktion der Iris.

Alle diese Züge und — last not least — die Pigmentierung haben diese retinalen Sphinkterzellen mit mesodermalen Pigmentzellen gemein.

Wir können also in mancher Hinsicht Analogien zwischen den Sphinkterfasern und mesodermalen Chromatophoren aufstellen, ein Ergebnis, das angesichts neuerer Forschungen nicht so sehr überraschen darf. Denn es scheint in mehr als einer Beziehung, daß die Chromatophoren nichts anderes als verkappte Muskelzellen sind. Schon längst wurde der physiologische Nachweis der Innervation der Chromatophoren postuliert, und der histologische ist durch BALLOWITZ erbracht. Ich möchte auch auf die interessanten neuen Arbeiten von MÜNCH hinweisen. MÜNCH erhielt Präparate, die er auch mir freundlichst zeigte, und die mit überzeugender Deutlichkeit Nukleinspiralen im Kern glatter Muskelfasern erkennen lassen. Spiralig und nur scheinbar quergestreift ist nach MÜNCH auch der Bau der „quergestreiften“ Muskelfaser. Spiralig ist aber auch, wie MÜNCHS Präparate lehren, die Anordnung der Pigmentkörnchen in den mesodermalen Stromapigmentzellen der Iris. Stimmen letztere schon hierin mit Muskelfasern überein, so gelangen MÜNCH ferner Präparate, die eine fibrilläre Struktur der Pigmentzellen erkennen lassen. Zum Ueberfluß gelang ihm noch der histologische Nachweis feiner an die Pigmentzellen tretender Nerven mit kleinen varikösen Anschwellungen¹⁾. Neuerdings will MÜNCH den Stromapigmentzellen der Iris sogar die

1) Die elektrodynamische Theorie der Muskelkontraktion, die MÜNCH aufstellt, kann ich nicht annehmen, da sie mir nicht besser begründet erscheint als frühere Theorien.

dilatatorische Wirkung zum guten Teil zuschreiben, da der schwache, aus Epithelmuskelzellen bestehende Dilator des Säugetierauges nicht ausreichend sei, um seiner Aufgabe zu genügen. Sollte sich die von MÜNCH noch näher begründete Ansicht, die man am besten vorläufig ebensowenig bekämpfen als befürworten wird, als haltbar erweisen; sollten demnach auch im Selachierauge die Pigmentzellen der Iris den Dilator unterstützen, so dürfte man allerdings scheinbar um so weniger den Einfluß sauerstoffarmer Atmosphäre auf den Dilator vernachlässigen, was bisher von mir geschah. Aber vielleicht ist der Sphincter bei Selachiern doch noch stärker als alle dilatatorisch wirkenden Elemente zusammen; vielleicht erhalten letztere auch bei eintretendem Sauerstoffmangel frischen Sauerstoff, der in diesem Falle in geringen Mengen in der Pars mesoblastica iridis frei wird und die zerstreuten Chromatophoren sowie die nur in dünner Schicht liegenden epithelialen Dilatorfasern versorgt, während er keinen Zutritt zu dem Inneren der kompakten Sphinctermasse hat. Ich möchte jedenfalls doch glauben, daß meine Versuche auf Analogien zwischen den Sphincterfasern und mesodermalen Chromatophoren hinweisen und daß diese Analogien sich in die Reihe der übrigen Analogien zwischen Muskelzellen und Chromatophoren gut einfügen. Manche Arbeiten, wie z. B. schon die klassische Abhandlung von BRÜCKE und später die interessanten Untersuchungen von SOLGER, haben allerdings gezeigt, daß nicht, oder wenigstens nicht überall, die Chromatophoren selbst sich kontrahieren, sondern nur die Pigmentmasse wandert in ihnen zum Kern hin, während die ganze Zelle ihre Form behält. Ich meine jedoch, ein Kontraktionsvorgang, wenngleich ein modifizierter, ist auch noch in dieser Pigmentwanderung zu sehen, und die Analogie zwischen Chromatophoren und Muskelzellen bleibt bestehen.

Zur völligen Uebereinstimmung zwischen Sphincterzellen der Selachier und Chromatophoren fehlen den Sphincterzellen verschiedene, wohl weniger wesentliche Merkmale, wie die Sternform der Zellen, außerdem aber ein sehr wesentliches Moment: die elektrische Reizbarkeit. Die Chromatophoren kontrahieren sich nämlich auf elektrische Reizung, der Selachiersphincter aber nicht.

Vergleichen wir nunmehr noch den Sphincter der Selachier mit dem Sphincter der Teleostier und Amphibien, so kommen wir zu einem ganz ähnlichen Resultat wie beim Vergleich der Sphincterzellen mit Chromatophoren:

Der Sphincter der Selachier stimmt mit dem der Teleostier und Amphibien überein hinsichtlich des Baues seiner Zellen sowie seiner noch am enukleierten Auge bestehenden Lichtreaktion, zur völligen Uebereinstimmung fehlt ihm jedoch die elektrische Reizbarkeit, während die Teleostier- und Amphibieniris sich auf elektrischen Reiz kontrahiert.

Das Fehlen der elektrischen Reizbarkeit des Selachiersphincters scheint mir, wenngleich die diesbezüglichen Untersuchungen der Autoren miteinander nicht völlig harmonieren, zusammenzufallen mit der Wirkungslosigkeit von Nervengiften.

Die Kontraktionsfähigkeit der Froschchromatophoren läßt sich nämlich, wie schon LISTER fand, mitunter durch Curare verzögern. Der Versuch gelingt bei Fröschen keineswegs immer, da das Gift nicht nur die Nervenendigungen schädigt, sondern nach BIEDERMANNS Versuchen außerdem die Chromatophoren selbst zu erregen scheint. Je nach der Versuchsanordnung kann daher bald die lähmende Wirkung auf den Nerven, bald die erregende auf die Zelle selbst den Erfolg ausschlaggebend beeinflussen. Ueberzeugender konnte LODE bei Fischen und KRUKENBERG beim Chamäleon durch Curare ein Dunkeln der Haut hervorrufen, was auf Expansion der Chromatophoren hindeutet.

Bei der Iris der Amphibien und Teleostier bewirkt Atropin, dem man ja auch eine Affizierung nervöser Teile zuschreibt, nach STEINACHS und BEERS Versuchen Pupillenerweiterung, indem eine wahrscheinlich vorhandene tonische Erregung des Sphincters gelöst wird, und nach BEER wird die elektrische Reizbarkeit der Fischiris durch Atropin stark, häufig sogar bis zur Vernichtung herabgesetzt und der Accommodationsmuskel der Fische völlig im Expansionszustande gelähmt. Nur bei Selachiern fand BEER keine Einwirkung des Atropins auf die verengte Pupille.

Allerdings hat unlängst MAGNUS diese Versuche STEINACHS an Teleostiern wiederholt und kann sie nur für das erste Stadium der Atropinwirkung bestätigen, dann aber folgt ein Stadium, in welchem die stark erweiterte Pupille auf starke Belichtung nicht mehr reagiert. Demnach schiene STEINACHS Annahme von der direkten Lichterregbarkeit der Fisch- und Amphibieniris nicht berechtigt zu sein. Ohne irgend etwas Bestimmtes gegen die schönen Untersuchungen MAGNUS' ins Feld führen zu können, möchte ich doch vor der Hand vermuten, daß im ersten Stadium der Einwirkung nur nervöse Teile, im zweiten Stadium aber auch die

Sphincterzellen selbst, gleichviel ob durch das Atropin oder durch andere Umstände, in irgend einer Weise geschädigt waren, und dann bliebe STEINACHS Ansicht von der direkten Lichterregbarkeit dieser Zellen zu Recht bestehen. Bezüglich der elektrischen Reizbarkeit der atropinisierten Iris widersprechen MAGNUS' Ergebnisse denen BEERS, die MAGNUS unerwähnt läßt. Während BEER nach Atropineinwirkung eine Herabsetzung der elektrischen Reizbarkeit behauptet, leugnet MAGNUS dieselbe. Vielleicht haben beide recht, da BEER die Fischiris, MAGNUS aber die Froschiris nach Atropinisierung elektrisch reizte. Wenn ich mich in diesen Fragen nicht den noch so überzeugend vorgetragenen Ansichten MAGNUS', sondern denjenigen STEINACHS und BEERS anschließe, so tue ich dies vornehmlich deshalb, weil ich dann allein die Beobachtungen verschiedener Autoren über die Funktionen der Sphincterzellen miteinander und mit den Beobachtungen über die Chromatophoren in die Beziehungen setzen kann, die mir auf Grund der übrigen oben angeführten Tatsachen zu bestehen scheinen.

Wir müssen dann rekapitulierend sagen: Nervenlähmung setzt die elektrische Reizbarkeit der Iris, des Linsenmuskels und der Chromatophoren teilweise oder bis zur Vernichtung herab.

Nur der Selachieriris geht die Reaktion auf elektrische Reize sowie die Reaktion auf Atropinvergiftung ab. Man sieht sich durch diese Tatsachen nolens volens zu dem mit größter Reserve auszusprechenden Schlusse gedrängt, daß der Sphincter der Selachieriris nicht innerviert sei und daß die elektrische Reizbarkeit der Teleostieriris nur durch Vermittelung der Nervenendigungen zu stande komme. Dann würden sich allerdings hierdurch die Sphincterfasern wesentlich von gewöhnlichen Muskelfasern unterscheiden, denn gewöhnliche Muskeln sind auch nach Curarisierung noch direkt reizbar, ebenso von Chromatophoren, wenigstens von manchen, da durch LÖDE gezeigt wurde, daß auch Chromatophoren der Fischhaut nach Curarevergiftung noch direkt reizbar sind. Ich bemerke noch, daß ich im Selachierauge in der Iris und in dem von mir viel untersuchten Linsenmuskel nie etwas von Nerven gesehen habe, während im Teleostierauge wenigstens der Nerv des Linsenmuskels leicht in die Augen fällt.

Es würden sich jetzt einige naheliegende Schlußfolgerungen über das viel diskutierte Kapitel „Muskel und Nerv“ ergeben; bekanntlich ist die Innervation des Sphincter und Dilatator beim Menschen nicht zu bezweifeln. Ich brauche mich hierüber indessen

nicht näher auszulassen, will auch nicht Hypothesen auf Hypothesen bauen. Möge die Zukunft erst lehren, ob und inwieweit die obigen Ausführungen ihre Berechtigung haben. Für mich ist vorläufig die Aehnlichkeit der Sphincterzellen der Selachieriris mit mesodermalen Chromatophoren das wichtigste und, wie mir scheint, das sicherste Ergebnis meiner diesbezüglichen Untersuchungen.

Die Erregung dieser Zellen durch Licht müßte dann bei Selachiern ausschließlich, in anderen Fällen zum Teil eine vom Nervensystem unabhängige, direkte Erregung der Zellen sein, wie es schon STEINACH bezüglich der Fisch- und Amphibieniris behauptete. Und auch darin möchte ich mich STEINACH anschließen, daß das Pigment der Sphincterzellen die Reizung derselben vermittelt. Denn weshalb wären sonst diese Fasern pigmentiert? Es ist kein anderer Zweck der Pigmentierung einzusehen. MAGNUS führt zwar zur Entkräftung der STEINACHschen Vermutung an, daß nach seiner genauen Untersuchung bei Versuchen mit spektralem Licht die Reaktionskurve der Iris ungefähr zusammenfällt mit der Absorptionskurve des Sehpurpurs, das Maximum liegt für beide im Grün. Das Pigment der Sphincterzellen aber ist gelbbraun, es wird also — meint MAGNUS — grüne Lichtstrahlen nicht erheblich absorbieren. Das ist in der Tat eine Vermutung, die nahe liegt, für die aber vorläufig noch keine Gewähr vorhanden ist, da eine spektrale Untersuchung des Pigments noch aussteht. Uebrigens ist auch zu bedenken, daß das Pigment in Mikrotomschnitten von 10 oder höchstens 20 μ Dicke ganz schwarz und undurchsichtig erscheint, daß also der Sphincter als Ganzes wohl alles auf ihn treffende Licht absorbiert und die ganze Lichtmenge wahrscheinlich in chemische Energie umsetzt.

2. Ueber das Tapetum lucidum.

PÜTTER sagt über die Farbe des Tapetum lucidum bei Wasser-säugetieren in seiner bahnbrechenden Arbeit: „Ein Tapetum scheint für die Wassersäugetiere“ — und man könnte hinzufügen: auch für die Fische — „um so wertvoller zu sein, je mehr sich seine Farbe dem kurzwelligen Teil des Spektrums nähert. Schon in geringer Tiefe gibt es im Meere ja fast nur blaugrüne Strahlen, ein gelbes Tapetum kann diese natürlich nicht entfernt in dem Maße reflektieren wie ein grünes oder blaues, durch letztere Farbe wird das Licht der Tiefe am besten ausgenutzt.“

Dies ist sehr einleuchtend, und so war ich gar nicht erstaunt, bei Haien ebenso wie bei Wassersäugetieren einen blaugrünen Fundus zu finden. Bei allen mir zu Gesicht gekommenen Arten: *Acanthias*, *Raja*, *Spinax* und *Chimaera* zeigt der Augengrund sehr starken blaugrünen Glanz. Der Glanz ist etwas stumpfer als z. B. im Kalbsauge. Die Farbe gleicht der des Meeres, wo dieses fein verteilte Stoffe suspendiert enthält. Bekanntlich ist die Farbe des Meeres auf hoher See, wo es weder mit suspendierten Teilchen noch mit Plankton in erheblichem Maße erfüllt ist, ein ziemlich reines Blau; „Blau ist die Wüstenfarbe des Meeres“. Sind jedoch Plankton oder tote Teilchen darin enthalten, wie z. B. in den Häfen, so wird aus dem Blau ein Grün. Da nun die Haie sich auch zum großen Teil von Plankton nähren, wie mir in Bergen wiederholt versichert wurde, so ist es nur zu erwarten, daß ihr Tapetum blaugrün ist.

Der Augengrund der Selachier verdankt seine gewöhnliche blaugrüne Farbe und den hellen, aber stumpfen Glanz keineswegs allein dem Tapetum, sondern auch der Netzhaut. Diese läßt sich leicht entfernen, und zugleich löst sich bei *Chimaera* die dort vorhandene Choriocapillaris vom Tapetum ab. Alsdann erscheint das Tapetum überall äußerst stark glänzend wie poliertes Silber, zugleich aber sieht man alle Regenbogenfarben stark hervorleuchten.

Fallen in einem verdunkelten Zimmer durch die Linse entworfenene scharfe Bilder von leuchtenden Gegenständen auf den Fundus eines Auges, in das man sich durch Fortschneiden eines Segments einen Einblick verschafft hat, so sind sie stets von einem Lichtkreise umgeben. Man kann z. B. das Flammenbild einer kleinen Lampe mit breitem Docht auf den Augengrund fallen lassen, und zwar gerade aus deutlicher Sehweite des Auges, so daß es am Bilde deutlich zu erkennen ist, ob die schmale oder die breite Seite der Flamme dem Auge zugekehrt ist. Der Lichtkreis um das Bild nimmt dann von innen nach außen an Helligkeit ab und ist natürlich gar nicht scharf abzugrenzen. Aber in einem Umkreise von 6 mm Durchmesser um das etwa 1 mm große Netzhautbild ist er leicht wahrzunehmen. Bei vollständigerem Abschluß alles die Beobachtung störenden Lichts würde er natürlich größer sein.

Ueber die Entstehung solcher diffusen Netzhautbelichtung durch Reflexion des einfallenden Lichtstrahls am Tapetum und ihre vermutliche Bedeutung für das Sehen bei schwachen Beleuchtungen habe ich mich schon in meiner früheren Arbeit ausgesprochen.

Setzt man einen *Acanthias*, der nicht dunkeladaptiert war und dessen Pupille dadurch in den Zustand der dauernden Erweiterung gekommen ist, den Sonnenstrahlen aus, so schwindet in kurzer Zeit der Glanz und die Farbe des Tapetum, der Augengrund wird gleichmäßig schwarz. Dies erklärt sich offenbar daraus, daß die Pigmentzellenfortsätze, die ich in meiner früheren Arbeit im Tapetum der Selachier beschrieb, sich ausgedehnt und sich an der Innenseite des Tapetum ausgebreitet haben. Man erkennt also, daß das Auge von *Acanthias* sich an starke Belichtung anzupassen vermag, indem es den Glanz des Tapetum bis zum völligen Schwinden abschwächt.

Sehr erstaunt war ich indessen, zu sehen, daß bei dunkeladaptierten Exemplaren von *Acanthias* der Augengrund regelmäßig rosa-farbenen Glanz zeigt. Die Rosafarbe des Augengrundes bei *Acanthias* weicht bei eintretender Belichtung sehr bald der gewöhnlichen blaugrünen. Der Sehpurpur absorbiert also alle blaugrünen Strahlen, die vom Tapetum her in das Auge des Beobachters gelangen könnten. Da erhebt sich denn doch die Frage, ob im Dunkeln, also bei starker Entwicklung des Sehpurpurs, überhaupt blaugüne Lichtstrahlen, die ins Haiauge fallen, bis zum Tapetum gelangen, oder ob sie vielleicht schon sämtlich in der Netzhaut vom Sehpurpur absorbiert werden. Die letzte Annahme scheint nahe zu liegen, das Tapetum wäre in solchen Fällen außer Funktion gesetzt. Ich glaube nicht, daß diese Verhältnisse damit hinreichend erklärt werden, daß *Acanthias* ein Taghai ist. Sie bieten vielmehr dem Verständnisse Schwierigkeiten, deren Lösung zur Zeit noch nicht gegeben werden kann.

Es wäre nicht berechtigt, am fixierten Tapetum die Farbe feststellen zu wollen. An allen fixierten Augen fand ich das Tapetum von rein weißem Silberglanz, nie waren Farben zu sehen. Bei Säugetieren dagegen lassen sich bekanntlich auch die Farben des Tapetum einigermaßen konservieren. Beiläufig sei hier bemerkt, daß ich bei Tiefseeteleostiern (*Macrurus*, *Argentina*) das Tapetum auch nicht blaugrün, sondern gelblich glänzend sah.

3. Ein *Processus falciformis* bei den Vorfahren der Selachier.

Das Tapetum lucidum von *Chimaera* und *Spinax* ist nicht im ganzen Bereich der Pars optica retinae zu erkennen, sondern hört in kurzer Entfernung von der Linea terminalis retinae auf.

Bei Raja batis finde ich in Uebereinstimmung mit LEUCKART ein Tapetum, das dorsal bis fast an den Netzhautrand reicht, an den Seiten sogar den ganzen Raum bis zum Netzhautrande erfüllt, während es ventral überhaupt fehlt und vielmehr nach unten hin mit einer gebogenen, noch über die Eintrittsstelle des Nervus opticus hinwegziehenden Linie aufhört. LEUCKART bringt dies in Zusammenhang mit dem Operculum pupillare der Rochen. Dieses verschließt den oberen Teil der Pupille, läßt daher — so schließt LEUCKART — nur von unten her kommende Strahlen in das Auge einfallen, die daher die dorsalen Retinapartien treffen. Diese Region bedarf mithin allein der Auskleidung mit Tapetum.

Es soll dahingestellt bleiben, ob dies richtig ist. Jedenfalls hört bei Spinax und Chimaera das Tapetum ventral auch in größerer Entfernung vom Netzhautrande als dorsal auf, und für diese Tatsache findet sich für Chimaera eine andere Erklärung, die freilich nicht funktioneller, sondern morphologischer Art ist.

In manchen Chimaera-Augen nämlich ist die ventrale Begrenzungslinie des Tapetum geradlinig und in etwa 5 mm Entfernung vom Netzhautrande gelegen (Fig. 7). In anderen aber erstreckt sich aus der Mitte ein schwarzer Zipfel dieses nicht tapetierten Randes in das grüne Tapetum hinein mehr oder weniger weit gegen den Sehnerven (Fig. 8 u. 9). Dieser Zipfel kennzeichnet sich natürlich nur durch seine Farbe, nicht etwa durch eine Erhebung, sondern die Retina liegt glatt darüber, wie überall im Augengrunde. Nicht selten reicht der Zipfel bis zur Sehnerveneintrittsstelle, eine förmliche Pigmentstraße hierhin bildend, um den eintretenden Sehnerven findet sich dann auch Pigment (Fig. 10). Für diese nicht seltenen Bildungen wüßte ich keine funktionelle Erklärung zu finden.

Ich vermute, daß sie auf einen ehemaligen Processus falciformis bei Selachiern hindeuten, und zwar auf Grund folgender einfacher Erwägung: Gesetzt, ein Processus falciformis, wie bei vielen Teleostiern, wäre früher vorhanden gewesen. Er war dann zweifellos nicht tapetiert, da er bei Teleostiern nicht mit lichtempfindlicher Retina bedeckt ist und die Reflexion von Licht an ihm eher störend als nützlich sein könnte. Indem nun der Linsenmuskel rudimentär wurde, verlor der Processus falciformis, die dem Linsenmuskel Gefäße und Nerven zuführende Leiste, an Bedeutung, da die Gefäße und Nerven nur noch die Iris zu versorgen hatten und daher schwächer wurden und nicht mehr so tief in den Binnenraum des Auges einzuschneiden

brauchten. Der Processus falciformis mußte also völlig zwischen Retina und Sclera verschwinden oder sozusagen in der Chorioidea aufgehen. Dies gelingt ihm um so schwerer, je dünner die Chorioidea ist. Bei *Chimaera* ist die Chorioidea trotz der erheblichen Größe des Auges außerordentlich dünn, es ist daher begreiflich, daß gerade hier häufig ein Rest des ehemaligen Zustandes, nämlich das Fehlen des Tapetum an jener Stelle, zurückbleibt.

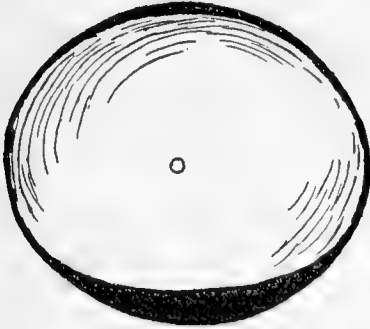


Fig. 7.

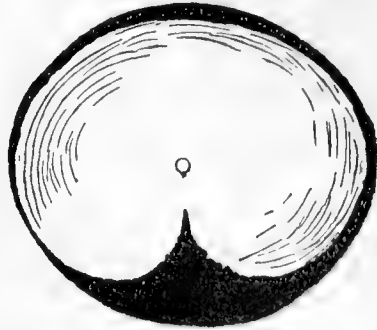


Fig. 8.

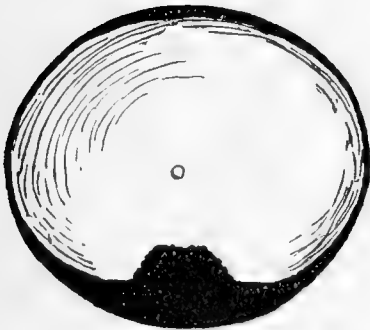


Fig. 9.

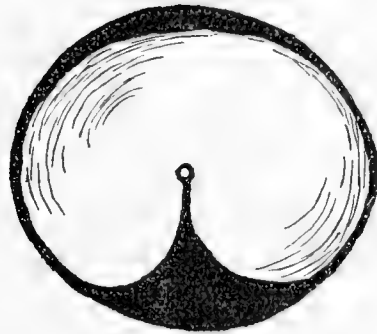


Fig. 10.

Fig. 7—10. Individuelle Variationen in der Schwarzpigmentierung des Fundus bei *Chimaera monstrosa*, $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Ich kann jetzt, nachdem ich diese Tatsache gefunden habe und durch die oben mitgeteilten Experimente von dem völlig rudimentären Zustande des Linsenmuskels fest überzeugt bin, mit viel größerer Gewißheit als früher darin FRORIEP beistimmen, daß die primäre Augenarterie der Selachier auch ein Rest des ehemaligen Processus falciformis ist.

4. Ueber die Hornhaut.

Wie ich früher mitteilte, ist es mir nicht gelungen, in Mikrotomschnitten ein Hornhautendothel nachzuweisen. Neuerdings habe ich an frischem Material von *Acanthias* und *Chimaera* (das zur

Entfernung des Chlors aus dem Meerwasser mit 5 Proz. Salpeter behandelt wurde) den Nachweis des Endothels durch Versilberung zu führen gesucht, jedoch mit gleichem negativen Erfolge. Ich möchte daher daran festhalten, daß den Selachiern das Hornhautendothel fehlt. Als Kontrollversuch kann der Nachweis der Zellgrenzen des Hornhautepithels (*Conjunctiva corneae*) im Silberpräparat gelten; dieser gelang regelmäßig sehr leicht, sowohl an dem Hornhautepithel selbst als auch nach Lostrennung desselben an der Vorderfläche der mesodermalen Cornea, wo sich die zurückgebliebenen Reste der Kittsubstanz färbten und dadurch die Zellgrenzen deutlich wurden.

Man kann leicht durch Einlegen von Augen oder Köpfen von *Spinax* und *Chimaera* in ein aus schmelzendem Eise und Salz bestehendes Gefriergemisch das Augeninnere vollständig zum Gefrieren bringen. Bei einer Temperatur also, bei der Eis + Salz sich noch auflösen, gefror schon die intraokulare Flüssigkeit. Da nun der Gefrierpunkt von Lösungen bekanntlich um so tiefer liegt, je größer ihr osmotischer Druck ist, so ergibt sich, daß im Auge ein geringerer osmotischer Druck herrschte als in der Gefrier Mischung. Wie überall, wo zwei nicht isotonische Lösungen voneinander durch eine durchlässige Membran getrennt sind, könnte man auch hier das Eintreten eines Austausches von Lösungsmitteln und gelösten Stoffen erwarten, bis beide Lösungen isotonisch und damit im Gleichgewicht sind. Das tritt aber sicher nicht ein; denn man würde sonst wohl Schrumpfungen des Bulbus oder das Einsinken der Cornea konstatieren; vor allem aber würde auch die schon gefrorene Augenflüssigkeit einfach nachträglich wieder schmelzen, wenn die den Bulbus umgebende Lösung durch die Membranen hindurch Zutritt zum Innern hätte, gerade so gut, wie die Eisstücke in der Salzlösung schmelzen. (Wir müssen uns dabei natürlich vorstellen, wie es die Theorie der Lösungen lehrt, daß nicht nur Wasser von der schwächer osmotischen Lösung zu der stärker osmotischen übergeht, sondern daß stets auch der umgekehrte Vorgang stattfindet, nur jener überwiegt diesen und scheint daher allein stattzufinden.)

Es muß also das Auge durch eine für Wasser undurchlässige Membran gegen das umgebende Medium abgeschlossen sein.

Solche Schichten der Cornea — denn nur die Cornea kommt mit der Außenwelt in Berührung, und die bei Selachiern knorpelige Sclera möchte ich ohnehin nicht als „Membran“ ansprechen — sind beim Säugetier nach LEBER das Corneaendothel und auch

das Corneaepithel (die *Conjunctiva corneae*). Beim Selachier, wo das Endothel fehlt, muß die wasserdichte Membran ein anderer Teil der Cornea sein. Es scheint hierfür nur noch das Epithel übrig zu bleiben.

Nun ist es mir nicht gelungen, Acanthias-Augen in derselben Weise gefrieren zu lassen, wie Augen von Chimaera oder Spinax. Das Augeninnere, zum mindesten aber der Inhalt der Vorderkammer des Auges, blieb stets flüssig. Andererseits hatten die gefangenen Acanthias häufig eine verletzte, in Fetzen herabhängende und getrübte *Conjunctiva corneae*. Auch diese Tatsachen scheinen anzuzeigen, daß die unverletzte *Conjunctiva corneae* den Durchgang des Wassers verbietet. Wenn die *Conjunctiva corneae* bei Fischen viel dicker ist als bei Landtieren, so hat dies gewiß auch seinen guten Grund. Denn bei Säugetieren fungiert ja schon das Endothel der Hornhaut als wasserdichte Membran, die Bedeutung der *Conjunctiva* tritt daher mehr zurück. Bei Fischen kommt es ferner nicht nur darauf an, den Wasseraustritt aus dem Auge zu verhindern, sondern es muß das Auge samt allen Hornhautschichten vor den schädlichen chemischen Wirkungen des umgebenden Mediums geschützt sein, die schützende Schicht muß daher die äußerste, die *Conjunctiva corneae* sein. Dies gilt auch bei den Selachiern, obwohl deren Blut und Leibesflüssigkeiten mit dem Meerwasser isotonisch sind. Denn trotz des gleichen osmotischen Druckes im „Milieu extérieur“ und „Milieu intérieur“ ist die chemische Zusammensetzung der Körperflüssigkeiten eine verschiedene von der des Meerwassers, namentlich ist in jenen der Salzgehalt geringer und dafür in Mengen Harnstoff vorhanden (RODIER u. a.). Würde hier ein Austausch der gelösten Stoffe stattfinden, so wäre er gewiß nicht ohne nachteilige Wirkungen für den Organismus. Nach DEKHUYZEN (1905) dient vielmehr gerade der Harnstoff im Selachierblute dazu, eine gewisse osmotische Druckhöhe zu ermöglichen und dabei doch die Konzentration der Salze unter einem gewissen Werte zu erhalten. Dies ist sehr wichtig, denn höhere Konzentration der Salze bringt die Gefahr der Eiweißfällung mit sich ¹⁾.

1) Bei wirbellosen Tieren, deren Serum gleichfalls einen hohen osmotischen Druck ausübt (*Echinus*, *Carcinus*, *Cucumaria*), ist zwar Harnstoff oder ein ähnlicher Körper im Serum nicht nachgewiesen, dafür aber ist dasselbe eiweißfrei (DEKHUYZEN, 1904). Die Wirbeltiere jedoch haben, mit Ausnahme eben der Selachier, ein zwar eiweißreiches, aber an Salzen armes Serum von sehr geringem osmotischen Drucke. Vergleiche auch die Angaben, welche HÖBER zusammenstellt.

Wenn nun das Hornhautepithel tatsächlich als undurchlässige Schicht fungieren sollte, so müßte man erwarten, nach Verletzungen desselben schädliche Wirkungen der im Meerwasser gelösten Salze auf das Auge zu konstatieren. Deformationen des Bulbus durch Wasseraufnahme oder Wasserentziehung dürften jedoch nicht eintreten, da ja die beiden Lösungen, Meerwasser und Augenflüssigkeit, isotonisch sind. Tatsächlich zeigten sich nicht selten bei keineswegs deformiertem Bulbus flockige Niederschläge in der Flüssigkeit der vorderen Augenkammer, die sich bei Druck auf die Cornea hier- und dorthin bewegten, und die Linse zeigte in der Gegend ihres vorderen Pols manchmal eine Trübung, namentlich der vertikale Linsenspalt (der bekanntlich bei Fischen dem dreiteiligen Linsenstern der menschlichen Linse entspricht [RABL]) war dann mitunter kreideweiß. Mit der Zeit schwanden die Schädigungen häufig. Eines Morgens z. B. wurden 7 frisch gefangene Exemplare von *Acanthias* in die Station gebracht, und bei allen waren beide Linsen weiß getrübt. Die Befürchtung, daß sie zu ophthalmoskopischen Untersuchungen untauglich sein würden, verlor sich jedoch bald, denn in wenigen Tagen war bei allen die Linse wieder vollkommen klar.

Durch die hier ausgesprochene Vermutung über die Bedeutung der *Conjunctiva corneae* bei Fischen modifiziert sich meine früher ausgesprochene Ansicht über die hydrochemische Anpassung der Cornea. Früher meinte ich, daß der gleiche osmotische Druck im Milieu extérieur und Milieu intérieur das Fehlen von Schutzeinrichtungen gegen die hydrochemischen Wirkungen erkläre. Solch eine Schutzeinrichtung wäre jedoch nunmehr in der *Conjunctiva corneae* zu erkennen.

Auffallend bleibt es aber immerhin, wie schutzlos die *Conjunctiva corneae* der Selachier Läsionen ausgesetzt ist. *Acanthias* steht dadurch im scharfen Gegensatze zu den vielen in die Aquarien gelangenden Teleostier. Bei *Chimaera* und *Spinax* würde gewiß ebenso häufig dasselbe zu konstatieren sein, wenn diese Tiere nicht stets tot oder moribund an die Oberfläche gezogen würden und daher sich weniger verletzten, als der unruhigere *Acanthias*. Bei *Chimaera* wurden übrigens auch Trübungen des vorderen Linsenpols beobachtet. Die Verletzbarkeit des *Acanthias*-auges ist um so auffallender, als das Tier noch im Gegensatz zu den Teleostiern mit beweglichen Augenlidern ausgerüstet ist. Seine Empfindlichkeit wird dem Verständnis vielleicht etwas näher geführt durch folgende Ueberlegung: Das Auge der Selachier steht,

namentlich da ihm die Accommodation verloren gegangen ist, keineswegs mehr auf der Höhe der Entwicklung. Und nun ist dieses Organ so häufigen Schädigungen ausgesetzt. Das Geruchsorgan der Selachier ist dagegen, wie schon seine ungeheure, das Gehirn vielmals übertreffende Größe lehrt, ganz hervorragend ausgebildet. Dies erinnert an das völlig entgegengesetzte Verhalten beim Menschen: Hier ist das Auge gut ausgebildet, das Geruchsorgan aber ist im Verhältnis zu dem vieler anderer Säugetiere rudimentär und zugleich sehr häufigen, aber ziemlich bedeutungslosen Schädigungen durch Reizung der Schleimhäute ausgesetzt.

5. Ueber die Dimensionen des Augeninnern.

Was ich früher schon als Vermutung aussprach, wird durch neuerdings von mir vorgenommene Messungen bestätigt:

Der horizontale Meridian der Retina bildet um die in Normallage befindliche Linse einen konzentrischen Kreis, während die dorsalen und ventralen Retinapartien der Linse näher liegen, als der horizontale Meridian.

Dies Ergebnis wurde durch Messung an Schnitten durch gefrorene Augen, sowie durch skiaskopische Ausmessung des Auges gefunden.

Um Schnitte durch gefrorene Augen herzustellen, benutzte ich Augen von *Spinax*, deren ich genügend bekommen konnte. Die Augen wurden enukleiert, in ein Becherglas gelegt und dieses in eine Gefriermischung (Eis und Kochsalz) gestellt, worauf nach etwa 3–6 Stunden das Auge gänzlich durchgefroren und bequem zu schneiden war. Noch bequemer aber erwies sich eine andere Methode: es wurden einfach die abgeschnittenen Köpfe der Tiere in das Gefriergemisch gelegt, wobei darauf geachtet wurde, daß nicht große Eisstücke das Auge deformierten. Kopf und Auge gefroren dann vollständig.

Beim Schneiden des Auges macht die äußerst harte Linse häufig einige Schwierigkeiten, die aber durch Unterlegen von Watte sowie durch schnelle und geschickte Schnittführung überwunden werden können.

Schwerer wiegend ist ein anderer Uebelstand: die Augenhüllen sind bei *Spinax* äußerst dünn, und da der Fisch fast nie lebend in die Station gelangt, so sind geringe Deformationen der

Sclera infolge des nachlassenden intraokularen Druckes fast stets zu finden¹⁾. Auf die Ausmessung eines einzigen Auges kann man sich daher nicht im geringsten verlassen, die fraglichen Werte müssen als Mittelwerte aus einer größeren Anzahl von Augen gewonnen werden.

Die Messung mit dem Tasterzirkel gestaltet sich nun sehr einfach. Es wurde in Horizontalschnitten sowie in Vertikalschnitten die Entfernung der äquatorialen Retinapartien sowie die des Retinazentrums vom Linsenzentrum ermittelt. Die Retina ist deutlich zu erkennen, das Linsenzentrum infolge des konzentrischen Baues der Linse auch. Die Linse liegt bei *Spinax* konstant so, daß sie den Hornhautscheitel berührt. Wurde der Schnitt nicht ganz genau durch die Mitte des Auges und der Linse geführt, so schadete dies nicht viel. Das dadurch erhaltene Bild des Schnittes gleicht dem eines in der Mitte getroffenen etwas kleineren Auges; und lauter gleich große Augen konnte ich ohnehin nicht erlangen.

Die folgende Tabelle enthält die in mm gemessenen Abstände der zentralen (c.), nasalen (n.) und temporalen (t.) Retinapartie vom Linsenzentrum im Horizontalschnitt, sowie den der zentralen (c.), dorsalen (d.) und ventralen (v.) im Vertikalschnitt, ermittelt an 7 Augenpaaren.

Horizontalschnitt			Vertikalschnitt		
c.	n.	t.	c.	d.	v.
8,0	8,0	8,0	8,0	7,5	7,5
8,7	8,7	8,2	9,5	6,0	8,0
8,0	7,2	8,3	9,5	8,5	8,5
8,2	7,0	8,0	7,0	6,5	5,5
8,2	6,2	8,5	8,2	6,5	6,5
7,5	8,5	7,0	8,7	7,0	7,0
7,0	7,0	7,0	9,5	7,5	7,0

Um hieraus einen brauchbaren Mittelwert zu erlangen, ist es noch nötig, alle Messungen auf ein Auge von bestimmter Größe

1) Dasselbe gilt von den wenigen *Chimaera*-Augen, die ich, ohne entschiedenes Resultat, in der gleichen Weise behandelte. Bei *Acanthias*, dessen Sclera und Chorioidea viel dicker sind, würde dieser Uebelstand wohl nicht eintreten. Ich habe jedoch die meisten *Acanthias*-Augen geschont, um Versuche am lebenden zu machen. Bei den wenigen *Acanthias*-Köpfen, die ich in die Gefriermischung legte, gefror das Auge nicht, wenn auch der Kopf im übrigen durchgefroren war (cf. Kapitel „Ueber die Cornea“).

zu reduzieren. Es wurden daher alle Messungen auf ein Auge von 8 mm Abstand des Retinazentrums vom Linsenzentrum reduziert.

Das Ergebnis ist das folgende:

Horizontalschnitt			Vertikalschnitt		
c.	n.	t.	c.	d.	v.
8,0	8,0	8,0	8,0	7,5	7,5
8,0	8,0	7,5	8,0	5,1	6,7
8,0	7,2	8,3	8,0	7,2	7,2
8,0	6,8	7,8	8,0	7,4	6,3
8,0	6,1	8,3	8,0	6,4	6,4
8,0	9,1	7,5	8,0	6,4	6,4
8,0	8,0	8,0	8,0	6,3	5,9

Die hieraus sich ergebenden Mittelwerte sind:

Horizontalschnitt			Vertikalschnitt		
c.	n.	t.	c.	d.	v.
8,0	7,6	7,9	8,0	6,6	6,6

Dieses Resultat zeigt, wie ich glaube, deutlich, daß der horizontale Meridian der Retina einen konzentrischen Kreis um die Linse bildet — die Längenunterschiede zwischen 8,0, 7,6 und 7,9 mm liegen zweifellos innerhalb der Grenzen der Messungsfehler — daß aber die dorsalen und ventralen Netzhautpartien dem Linsenzentrum näher liegen als der horizontale Meridian der Netzhaut.

Die skiaskopische Ausmessung eines Acanthiasauges, dessen Linse gerade der Hornhaut äußerst nahe lag und von ihr nur durch einen etwa 0,2—0,3 mm betragenden Zwischenraum getrennt war, führte zu demselben Ergebnis. Es wurde der Einstellungspunkt für die zentrale (c.), nasale (n.), temporale (t.), dorsale (d.) und ventrale (v.) Netzhautregion ermittelt. Es ergaben sich die sehr genau gemessenen Fernpunktsdistanzen

c.	n.	t.	d.	v.
32	32	31,5	34	35 cm,

woraus wiederum das obige Ergebnis folgt¹⁾.

1) Das Resultat wäre vielleicht noch etwas markanter ausgefallen, wenn es möglich gewesen wäre, für die noch weiter vom Zentrum entfernten Netzhautpartien die Fernpunktsdistanz zu ermitteln. Dies verbot aber die bei Acanthias fast ständig vorhandene schwache Trübung der Hornhaut.

An einem anderen Tage jedoch, als die Pupille enger war und die Linse damit zugleich weiter innen lag, erhielt ich von demselben Auge die folgenden Werte der Fernpunktsdistanz, die von den obigen ganz, wie es erwartet werden muß, abweichen:

c.	n.	t.	d.	v.
33	32	33	31	31 cm.

Andere Acanthiasaugen, in denen die Linse vom Hornhautscheitel entfernt lag, lieferten die im folgenden angeführten Werte für die Fernpunktsdistanzen:

	c.	n.	t.	d.	v.
I	34	31	31,5	31,5	28
II	32	31	34	32	32,5
III	32	32	32	31	32
IV	34	37	34	34	34

Die hierbei vorkommenden Unregelmäßigkeiten (Iv., IIt., IV n.) beruhen vielleicht nur darauf, daß verschieden weit vom Zentrum entfernte Netzhautstellen ins Auge gefaßt wurden, oder sie scheinen nur zu besagen, daß die Lage der aus ihrer Normallage herausgebrachten Linse keine völlig bestimmte ist, ein Umstand, der wieder nur für die schon oben deduzierte Bedeutungslosigkeit dieser Linsenbewegungen für den Hai sprechen würde.

Das Auge von Chimaera zeigte fast regelmäßig eine Trübung des vorderen Linsenpols und ließ daher eine ophthalmoskopische Ausmessung zwar zu, doch lagen die beiden Grenzwerte einer jeden Messung ziemlich weit, nämlich 5—12 cm weit auseinander. Ein sicheres Ergebnis war daher von Chimaera nicht zu erlangen.

Zusammenfassung.

Wenn auch die mitgeteilten Untersuchungen in vielem unvollkommen und fragmentarisch geblieben sind, so glaube ich doch zu einer Reihe von Ergebnissen gekommen zu sein, von denen die wichtigsten hier nochmals zusammengefaßt werden sollen.

a) Biologisches.

Das Auge ist bei Selachiern weniger als bei Teleostiern ein für das Leben der Tiere wesentliches Organ, darauf deutet außer dem Benehmen der Tiere im Aquarium das definitiv erwiesene Fehlen der Accommodation und wahrscheinlich seine große Empfindlichkeit, die namentlich die Hornhaut betrifft, hin. Einen Ersatz dafür scheinen die Tiere in den vor-

züglich entwickelten Organen zur Empfindung des Geruchs und der Druckschwankungen (Gallertröhrensystem) zu haben. Bedeutungslos ist das Auge indessen keineswegs, wie die vielen optischen und anderweitigen Anpassungen desselben zeigen.

b) Physiologisches.

Die Irismuskulatur der Haie ließ sich nicht auf elektrischem Wege reizen. Belichtung bewirkt auch am enukleierten Auge Pupillenverengung. Dieselbe tritt auch beim Absterben der Iris ein. Beide Arten der Pupillenverengung bleiben bei Sauerstoffmangel aus. Diese Eigenschaften weisen auf Aehnlichkeiten der Irismuskulatur mit gewissen mesodermalen Chromatophoren hin, während erstere sich von gewöhnlichen Muskeln durch das Fehlen der direkten elektrischen Reizbarkeit der Fasern zu unterscheiden scheint.

Die blaugrüne Farbe des Tapetum weicht bei starker Belichtung (durch Sonnenschein) einem stumpfen Schwarz.

Der Sehpurpur verdeckt bei starker Entwicklung (also bei schwacher Belichtung) die blaugrüne Farbe des Tapetum.

Die Conjunctiva corneae scheint als eine für Wasser undurchlässige Membran zu fungieren.

c) Histologisches.

Das Endothel der Cornea fehlt.

d) Anatomisch-topographisches.

Wenn die Linse den Hornhautscheitel berührt — was bei *Spinax* und *Chimaera* immer der Fall ist, bei *Acanthias* nur, wenn die Pupille bei schwacher Beleuchtung dilatiert ist — so fällt der horizontale Meridian der Netzhaut mit einem konzentrischen Kreise um die Linse zusammen. Die dorsalen und ventralen Netzhautpartien liegen dagegen der Linse näher als der horizontale Meridian.

e) Vergleichend-anatomisches.

Gewisse Beobachtungen deuten darauf hin, daß die Vorfahren der heute lebenden Selachier im Auge einen *Processus falciformis* besaßen, der die Nerven und Gefäße des damals noch funktionsfähigen, jetzt rudimentären Linsenmuskels barg.

Literatur.

- ARNOLD, FR., Physiologie, Bd. II, 1841.
- BALLOWITZ, E., Ueber die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. *Biolog. Centralbl.*, Bd. XIII, 1893.
- Die Nervenendigungen der Pigmentzellen, ein Beitrag zur Kenntniss des Zusammenhangs der Nerven mit dem Protoplasma der Zellen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LVI, 1893.
- BEER, TH., Die Accommodation des Fischeauges. *Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol.*, Bd. LVIII, 1894.
- Die Accommodation des Cephalopodenauges. *Ibid.*, Bd. LXVII, 1897.
- Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. *Ibid.*, Bd. LXXIII, 1898.
- BIEDERMANN, W., Ueber den Farbenwechsel der Frösche. *Ibid.*, Bd. LI, 1892.
- BREHMS Tierleben, 2. Aufl., Bd. VIII, 1879.
- BROWN-SEQUARD, M., Recherches expérimentales concernant l'action de la lumière et celle d'un changement de température sur l'iris, dans les cinq classes d'animaux vertébrés. *Compt. rend. de l'Acad.*, T. XXV, 1847.
- BRÜCKE, E., Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. *Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss., Math.-nat. Kl.*, Bd. IV, Wien 1852.
- DEKHUYZEN, M. C., Ergebnisse von osmotischen Studien, namentlich bei Knochenfischen, an der biologischen Station des Bergenser Museums. *Bergens Museums Aarbog*, 1904.
- On the osmotic pressure of the blood and urine of fishes. *Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam*, 1905.
- EXNER, S., Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig und Wien 1891.
- FICK, A. E., Die Bestimmung des Brechzustandes eines Auges durch Schattenprobe (Skiaskopie), Wiesbaden 1891.
- FRANZ, V., Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XL, 1905.
- FRORIEP, A., Die Entwicklung des Auges der Wirbeltiere, in: O. HERTWIG, *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, Bd. II, Jena 1903.
- GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I, Leipzig 1898.
- GRENACHER, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen 1879.
- HELMHOLTZ, H. v., *Handbuch der physiologischen Optik*, 2. Aufl., Hamburg u. Leipzig 1896.
- HENSEN, V., Ueber das Auge einiger Cephalopoden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XV, 1865.
- HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. V (Polychäten). *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd. LXV, 1899.
- Untersuchungen etc. VI (Mollusken). *Ibid.*, Bd. LXVIII, 1900.

- HIRSCHBERG, Zur Dioptrik und Ophthalmoskopie der Fisch- und Amphibienaugen. Archiv f. Physiologie, Jahrg. 1882.
- HÖBER, R., Physikalische Chemie der Zelle u. der Gewebe, Leipzig 1902.
- KRUKENBERG, C. FR., Ueber die Mechanik des Farbenwechsels bei *Chamaeleon vulgaris*, Cuv. Vergl. Physiol. Studien, 1. Reihe, 3. Abteil., Heidelberg 1881.
- LEBER, TH., Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges, in GRAEFE-SAEMISCH, Handbuch der gesamten Augenheilkunde, Bd. II, 2. Aufl., 1903.
- LEUCKART, R., Organologie des Auges, in: GRAEFE-SAEMISCH, Handbuch der gesamten Augenheilkunde, Bd. II, Leipzig 1876.
- LISTER, J., On the Cutaneous Pigmentary System of the Frog, Philos. Transact. of the Royal Soc. of London, Vol. CXLVIII, 1859.
- LODE, A., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Farbenwechsels der Fische. Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss., Bd. XCIX, Heft 1, Abt. 3, 1890.
- MAGNUS, R., Beiträge zur Pupillarreaktion des Aal- und Frosch- auges. Zeitschr. f. Biol., Bd. XX, 1899.
- MÜNCH, K., a) Ueber Nukleinspiralen im Kern der glatten Muskelzellen, b) Die sogen. Querstreifung der Muskelfaser, der optische Ausdruck ihrer spiraligen anisotropen Durchwindung. Archiv f. mikr. Anat., Bd. LXII, 1903.
- Ueber die muskulöse Natur des Stromazellnetzes der Uvea. Zeitschr. f. Augenheilkunde, Bd. XII, 1904.
- Zur Anatomie des Dilatator pupillae. Ibid., Bd. XIII, 1905.
- Ueber die Innervation des Stromazellnetzes der Iris. Ibid., Bd. XIV, 1905.
- NAGEL, W. A., Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibliotheca zoologica, Heft 18, 1904.
- PLATEAU, Sur la vision des poissons et des amphibies. Acad. royale de Belgique. Extr. du T. XXXIII des Mém. couronnés (zitiert nach BEER, 1894).
- PÜTTER, A., Die Augen der Wassersäugetiere. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie, Bd. XVII, 1903.
- RABL, C., Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. 1. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXIII, 1898.
- RODIER, E., Sur la pression osmotique du sang et des liquides internes chez les poissons sélaciens. Comptes rendus de l'Acad. des Sc., T. CXXXI, 1900, p. 1008.
- SCHWEIGGER, C., Ueber Refraktionsbestimmung durch die Beleuchtungsprobe. Arch. f. Augenheilk., Bd. XX, 1889.
- SOLGER, B., Ueber pigmentierte Zellen und deren Zentralmasse. Mitteil. d. naturw. Vereins f. Neu-Vorpommern u. Rügen, Bd. XXII, 1890.
- STEINACH, E., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. II. Mitteilung. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. LII, 1892.
- Ueber Farbenwechsel bei niederen Wirbeltieren, bedingt durch direkte Wirkung des Lichts auf die Pigmentzellen. Centralbl. f. Physiol., Bd. V, 1892.

Einiges über Alter und Dickenwachstum von Jenenser Kalksträuchern.

Von

Dr. phil. Friederich Kanngießer.

Mit 9 Kurven und 2 anatomischen Zeichnungen.

1. *Teucrium montanum*.

Die Halbsträucher des Berggamanders sind oberirdisch von auffallender Kurzlebigkeit, und zerfallen seine Sprossen bei abgestorbenen Pflanzen ziemlich rasch, so daß derartige Exemplare mir trotz eifrigen Suchens gelegentlich einer Arbeit über Alter und Dickenwachstum von Würzburger Wellenkalkpflanzen¹⁾ nicht zur Verfügung standen. Günstiger traf ich es in Jena, wo ich drei natürlich abgestorbene Gamander untersuchen konnte, so daß die Altersangaben einen Rückschluß auf die maximale Lebensdauer zulassen.

Das Material stammt vornehmlich von dem Kunitzberg und nur 2 Exemplare (No. 2 und 6 der Tabelle) von dem Jenzig. Es stellt insofern eine Auslese dar, als nur solche Pflanzen, die auf ungeschütztem, dürrem Kalkboden gewachsen und die gleichzeitig die kräftigsten Exemplare waren, gewählt wurden.

Der Kurzlebigkeit der oberen Teile steht die relative Langlebigkeit der Hauptwurzel entgegen. Aus der mikroskopischen Untersuchung ihres Querschnittes sind wir im stande, Angaben über Alter wie Dickenzuwachs ihres Holzes zu machen.

Der Jahrring von *Teucrium montanum* stellt, wie Textfig. A zeigt, die häufigste Form des Jahrringbildes dar. Zunächst die prädominierenden weitleumigen Gefäße des Frühholzes, dann eine Mittel- oder Uebergangsschicht, wo Gefäße in das Holzfasergewebe

1) In den Verhandlungen der Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg, N. F. Bd. XXXVII.

eingestreut sind, und zuletzt die lediglich aus Libriform bestehende Herbstzone.

Die Periodizität des Dickenzuwachses entspricht entweder der von *Calluna vulgaris*¹⁾, d. h. die Jahrringe nehmen von innen an Breite zu, um nach außen wieder abzunehmen (vgl. Fig. 1), oder sie bleiben, wie Fig. 2 zeigt, jahraus jahrein keinen wesentlichen Breiteschwankungen unterworfen.

Die mittlere Ringstärke, aus den 11 Exemplaren der Tabelle berechnet, beträgt nur 0,17 mm, während der Mittelwert aus 20 Würzburger Exemplaren 0,21 mm betrug. Diese größere Zahl mag darin Erklärung finden, daß bei den Jenenser Pflanzen nur starke und ältere Exemplare der Untersuchung gewürdigt wurden, wo die oft geringe Breite der letzten Ringe von wesentlichem Einfluß auf den Mittelwert ist.

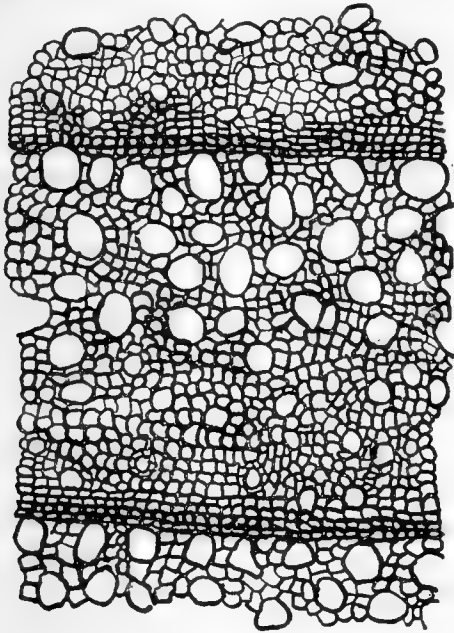


Fig. A. *Teucrium montanum*.

Der stärkste Ring maß 0,47 mm und wies radial 43, der engste von 0,03 mm nur 2 Holzfaserquerschnitte auf. Der stärkste Würzburger Ring einer Talpflanze hatte eine Breite von 1,17 mm bei 110 Röhrenquerschnitten.

In der Tabelle habe ich unter No. 12—14 3 Würzburger Exemplare vergleichsweise aufgenommen. No. 12 gibt die Maße eines in einer Talsohle bei Veitshöchheim gewachsenen starkringigen Exemplars wieder. No. 13 vom Volkenberg und No. 14 vom Kalbenstein sind die beiden Veteranen meiner damaligen Untersuchungen.

Schon mit 14 Jahren kann, wie die Tabelle zeigt, in der die Einzelresultate einzusehen sind, der Gamander sein Leben abgeschlossen haben. Ein ca. 30 Jahre altes Exemplar war kernfaul und abgestorben. Ebenso eine 31-jährige Pflanze, wo aber wegen der größeren Resistenz des Herbstholzes die Ringe trotz der Kernfäule noch gut zu zählen und zu messen waren. Mehr als ein

1) Vergl. Naturwissenschaftliche Zeitung für Forst- und Landwirtschaft, 1906, p. 55: „Ueber Alter- und Dickenzuwachs von *Calluna vulgaris*“. Das älteste abgestorbene Exemplar, das darin von mir untersucht wurde, hatte 27 Ringe bei 0,36 mm mittlerer Breite.

Menschenalter, 33 Jahre, hatte ein noch fertiles *Teucrium montanum* vom Kalbenstein bei Karlsstadt in Unterfranken erreicht.

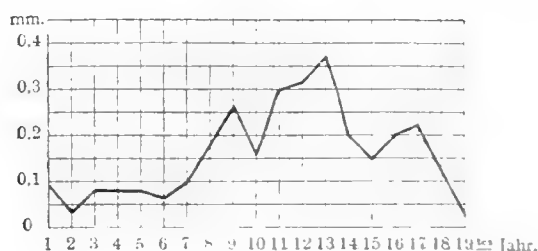


Fig. 1.



Fig. 2.

No.	Sproß- länge in cm	Strauch- breite in cm	Wurzel- länge in cm	Breitest. Durch- messer des Wur- zelhalses in cm	Stärkster Wachs- tums- radius in mm	lebend oder abge- storben	Alter	Jahrringbreite in mm		
								Mini- mum	mitt- lere	Maxi- mum
1	34	20	22	0,65	2,69	l.	14	0,07	0,19	0,32
2	14	—	14	0,60	2,76	a.	14	0,08	0,20	0,35
3	16	9	18	0,65	3,32	l.	17	0,08	0,20	0,43
4	17	14	37	0,72	3,89	l.	17	0,10	0,23	0,47
5	20	15	30	0,75	4,38	l.	18	0,06	0,24	0,45
6	14	9	10	0,67	3,03	l.	19	0,03	0,16	0,36
7	30	20	25	0,82	3,42	l.	20	0,06	0,17	0,37
8	14	10	14	—	2,20	a.	22	0,04	0,10	0,20
9	22	—	10	0,45	3,35	a.	27	0,03	0,12	0,24
10	20	10	16	1,13	ca. 5	a.	ca. 30	0,12	0,16	0,20
11	18	—	14	0,75	3,77	i. a.	31	0,07	0,12	0,21
12	32	—	25	—	3,87	l.	9	0,23	0,45	0,68
13	8	—	20	—	3,61	l.	27	0,07	0,14	0,23
14	—	—	—	1,30	7,01	l.	33	0,07	0,22	0,58

2. Die Kalkrosen.

Die zur Untersuchung gelangten 25 Rosensprosse waren mit einer einzigen Ausnahme sämtlich abgestorben. Da ich sie im Spätherbst sammelte, mußte von einer näheren Bestimmung dieser Kalkrosen Abstand genommen werden. Sie wäre auch für die Untersuchung belanglos gewesen, da die Species von 18 klassifizierten Rosensprossen des Würzburger Wellenkalkes¹⁾ ohne wesentlichen Einfluß auf Ringbreite und Alter war. Letzteres ist

1) Ueber Alter und Dickenwachstum von Würzburger Wellenkalkpflanzen, p. 170.

vornehmlich durch die Exposition bedingt. Von den auf dem Windknollen und offenem Plateau des Landgrafenberges gesammelten Exemplaren, die der Einwirkung des austrocknenden Windes auf jeder Seite preisgegeben waren, ist kein Sproß älter als 9 Jahre geworden. Günstiger liegt das Alter für solche Triebe, die an Bergabhängen gewachsen waren; denn sie waren, so frei auch sonst ihr Standort gewesen sein mag, wenigstens durch die Bergseite geschützt (vergl. die Hausberg- und Jenzigrosen). Am günstigsten lagen die Altersverhältnisse natürlich für solche Exemplare, die in geschützten Lagen, Einschnitten oder am Fuß der Kalkberge gewachsen waren. Den größten Umfang, 14,5 cm, und auch das höchste Alter, nämlich 19 Jahre, hatte ein noch lebendes Exemplar an dem Gemäuer der Kunitzburg erreicht, dessen Schutz es seine Langlebigkeit zu verdanken hatte¹⁾. Unter No. 26 habe ich in die Tabelle einen in geschützter Lage gestandenen Würzburger Sproß von *R. canina* zum Vergleich aufgenommen, desgl. unter No. 27 eine *Rosa rubiginosa apricorum*, die mit einem Alter von 14 Jahren das älteste Exemplar meiner damaligen Untersuchungen war.

Von einer Abbildung des Jahrrings habe ich wegen seiner großen Aehnlichkeit mit dem von *Teucrium montanum* Abstand genommen. Nur durchziehen im Rosenring schon makroskopisch sichtbare Markstrahlen den Holzkörper. Die mittlere Ringbreite schwankt zwischen 0,44 und 1,27 mm. Der stärkste Ring maß $3\frac{1}{3}$ mm, der schwächste (bei einer Würzburger Kalkrose) 0,05 mm.

Der Gesamtdickenzuwachs des Rosenholzes zeichnet sich durch eine spezifische Periodizität aus. Seine Jahrringe nehmen nämlich

1) Als Nachtrag möchte ich noch 2 außergewöhnlich starke Exemplare erwähnen, deren Trieblänge ca. 3,5 m betrug und die ihr Leben noch nicht abgeschlossen hatten. Auch hier handelte es sich selbstredend um Ausläufer eines in allen Teilen noch kräftig vegetierenden Wurzelstocks.

Der eine Trieb war am Abhang der Schweizerhöhe nächst dem Weg zum Malakoff im Schutz des Waldes gewachsen. Sein Umfang betrug 16,5, sein Durchmesser 5,2 cm. Die trotz des horizontalen Wachstums konzentrisch gebaute Sektion ließ 15 Holzringe zählen.

Der andere Trieb ließ 16 Jahrringe erkennen. Er stammt von einem auch in anderen Ausläufern kräftig entwickelten Tal Exemplar am Weg zur Schweizerhöhe. Die Sektion war trotz des aufrechten Wachstums des Stämmchens exzentrisch gebaut. Ihr Diameter betrug 6,4 cm. Ihr Umfang von 19 cm war der stärkste, den ich bisher an Rosentrieben gesehen habe. Er wird allerdings von einem Stämmchen der Lüneburger Heide bei Soltau, dessen Peripherie 25 cm nach Angaben von ROEMER gemessen haben soll, übertroffen.

von innen nach außen ab, so daß in der Mehrzahl der Fälle der erste Jahrring gleichzeitig der stärkste ist (vergl. Fig. 3). Nur selten findet sich die in Fig. 5 wiedergegebene Variation, schon häufiger zeigt sich der in Fig. 4 dargestellte Modus.

Wenn auch die oberen Sprosse der Rosen recht kurzlebig, so ist der Gesamtpflanze trotzdem eine fast unbegrenzte Lebensdauer beschieden, da sie sich durch Triebe aus der unterirdischen Stammbasis und dem Wurzelwerk propagiert, eine bei nordischen Sträuchern ziemlich häufig vorkommende Erscheinung¹⁾. Wenn ich in No. 28 und 29 der Tabelle die Stammbasis zweier Kalkrosen auf Dickenwachstum und Alter untersuchte, so haben also die letzteren Angaben nur einen relativen Wert. Der Jahrring ist nicht so scharf limitiert wie bei den oberirdischen Teilen und makroskopisch nicht sichtbar, um so deutlicher aber treten die breiten Markstrahlen hervor. Ueber die undeutlich ausgesprochene Periodizität vergleiche Kurvenzeichnung Fig. 6.

Es mag von Interesse sein, wenn ich hier die Beschreibung der berühmtesten Rose anschließe, von der ich mich an Ort und Stelle informiert habe. Es handelt sich um die sogen. tausendjährige Rose im Domfriedhofe zu Hildesheim²⁾, die in der denkbar geschütztesten Lage steht und der als Ortswahrzeichen die bestmögliche Pflege zu teil wird. So berühmt wie sie wegen ihres Alters ist, so plebejisch ist ihre Species. Denn nach den Bestimmungen von Prof. CHRIST in Basel haben wir es mit einer *Rosa canina* [forma *lutetiana* (LEM.) versus *dumalem* (BECHST.)] zu tun. Ihr dürfte ein Alter von mindestens 4 Jahrhunderten zuzuschreiben sein³⁾. Denn die erste nachweisbare Erwähnung finden wir in einem nicht datierten Werk des Paters Elbers

1) Vergl. A. O. KIHLMAN, Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland, Helsingfors 1890, p. 213.

2) Vergl. die diesbezügl. Literatur: 1. Senator ROEMER, Der Rosenstock am Dom zu Hildesheim, 1892. — 2. A. BERTRAM, Zur Kritik der ältesten Nachrichten über den Dombau zu Hildesheim, 1904. — 3. H. BANK, Der tausendjährige Rosenstock am Dome zu Hildesheim, 1904.

Meine Nachforschungen über den von LERNIS und anderwärts erwähnten 300-jährigen Rosenstrauch in den Gärten des Schah von Teheran haben laut Mitteilung der dortigen kaiserlichen Gesandten ergeben, daß über die Existenz eines derartigen Exemplars nichts bekannt ist.

3) Die Angaben von HUMBOLET und LEUNIS beruhen auf einem Irrtum.

(1607—1673), *Historia Hildesiensis* betitelt, in dem es heißt, daß sie schon viele Jahrhunderte ausgedauert habe. Auch hier handelt es sich natürlich nicht um die oberirdischen Teile, die ein halbes Jahrhundert an Alter wohl nie überschreiten, sondern um das Wurzelsystem. Eine Untersuchung aus dem Jahre 1883 hat einen Umfang des ausgewitterten Wurzelstockes von 94 cm ergeben. Aus ihm traten (Neujahr 1905) 8 Ausläufer hervor. Der älteste stammt aus dem Jahre 1863 und wäre somit 42 Jahre alt, bei einem Umfang von 14 cm an der Basis, der von dem in der Tabelle be-

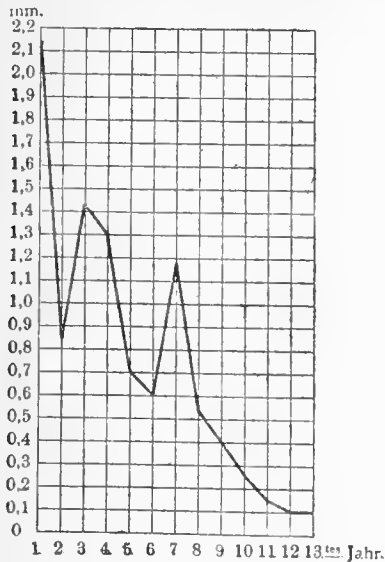


Fig. 3.

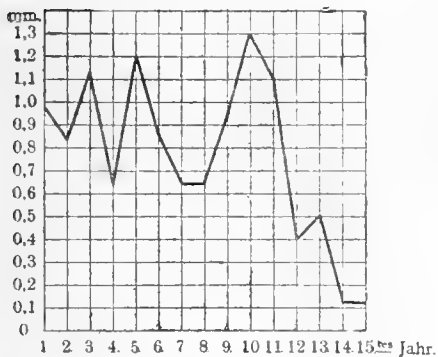


Fig. 4.

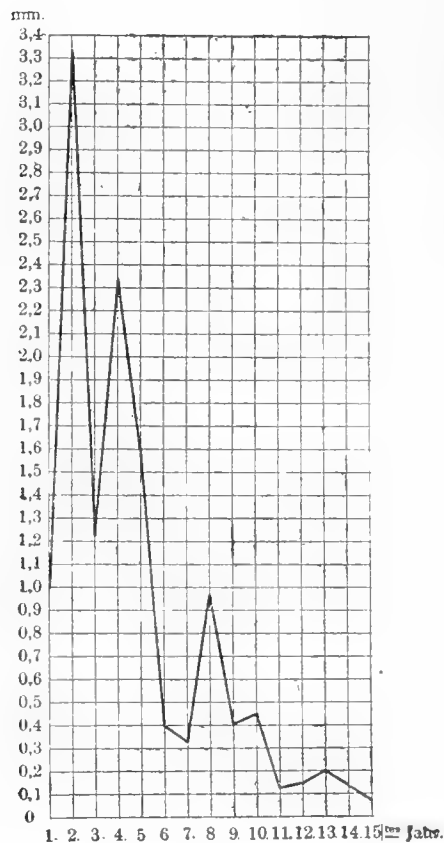


Fig. 5.

schriebenen 19-jährigen Kunitzburger Exemplar um $\frac{1}{2}$ cm übertroffen wird. Doch das ist nicht zu verwundern, da ja die Hildesheimer Rose, die bis zu ca. 10 m an der Chorrundung des Domes mittelst Drähten befestigt und emporgezogen wird, ihre Last nicht selbst zu tragen braucht. Einen Umfang von 12 cm hat das Stämmchen aus dem Jahre 1877, das nach Angaben des Gärtners im Sommer 1904 abgestorben ist und somit ein Alter von 28 Jahren

erreicht hatte. Einen Umfang von 15 cm hat das 1884er Stämmchen, einen Umfang von 13 cm der 1892er Sproß. Das Jahr 1898 lieferte 2 Triebe von 4 und 5½ cm Umfang, ebenso das Jahr 1902 einen mit 7 und einen anderen mit 4½ cm Peripherie. Trotzdem die Rose im Wechsel der Zeiten viele Gefahren zu überstehen hatte, erfreut sie sich noch zu unseren Zeiten eines dichten Blätter- und Blütenschmuckes. Quod sit in aeternum.

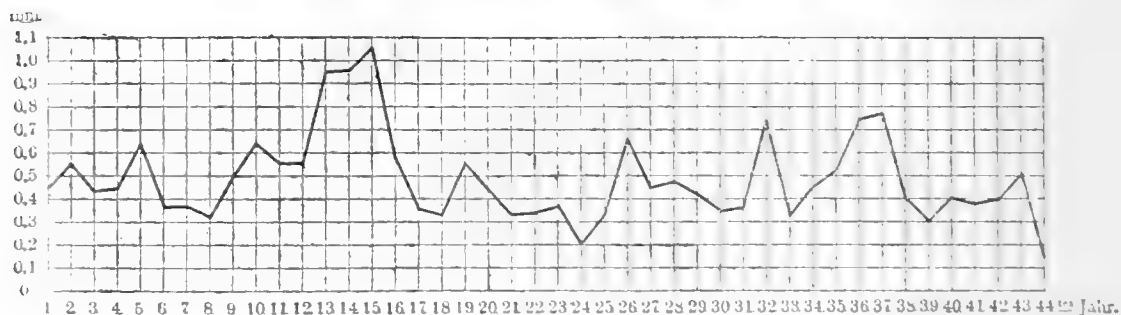


Fig. 6.

No.	Standort	Umfang in cm	Alter	Wachstums- radius in mm	Jahrringbreite in mm		
					Mini- mum	mittlere	Maxi- mum
1	Windknollen	3,2	4	2,12	0,26	0,53	0,80
2	"	4,7	5	3,14	0,29	0,63	1,05
3	"	5,7	5	5,40	0,40	1,08	1,80
4	Landgrafenberg	4,9	7	3,98	0,10	0,57	1,55
5	Windknollen	5	7	4,03	0,27	0,58	0,95
6	Jenzig, Mitte	—	7	5,61	0,13	0,80	1,57
7	Landgrafenberg	4	7	4,23	0,08	0,60	1,40
8	Jenzig, vor der Höhe	7,5	8	5,97	0,08	0,75	1,50
9	Windknollen	5	9	4,87	0,12	0,54	1,45
10	Jenzig, Mitte	5,7	9	4,34	0,11	0,48	1,15
11	Hausberg	7	9	8,20	0,41	0,91	1,70
12	"	6,2	9	4,52	0,19	0,50	1,10
13	Jenzig, Fuß	5,2	9	5,85	0,23	0,65	1,20
14	" Mitte	5,6	9	4,83	0,11	0,54	1,10
15	" vor dem Aufstieg	7	10	7,16	0,08	0,72	1,47
16	Hausberg	9	11	10,07	0,22	0,92	1,44
17	Landgrafenberg, geschützt	7	12	6,55	0,10	0,55	1,90
18	Jenzig, vor der Höhe	7,9	12	8,16	0,10	0,68	1,10
19	" " " "	—	13	9,79	0,10	0,75	2,12
20	Hausberg	—	15	12,69	0,08	0,85	3,30
21	Jenzig, vor der Höhe	9,1	15	11,43	0,11	0,76	1,30
22	" Fuß	—	16	13,17	0,08	0,82	1,80
23	Landgrafenberg, geschützt	9,3	16	10,99	0,12	0,69	1,24
24	" Fuß	13	16	12,00	0,10	0,75	1,63
25	Kunitzburg	14,5	19	17,88	0,21	0,94	1,60
26	Maingestellgraben	—	10	12,72	0,61	1,27	1,75
27	Neuberg	—	14	6,10	0,16	0,44	0,84
28	Jenzig, Mitte	14,5	39	30,97	0,20	0,79	2,20
29	" "	14,5	44	21,2	0,14	0,48	1,05

3. Die Schlehrüppel.

Ueber die Schlehrüppel hat bereits BOTT¹⁾ eine Monographie geschrieben. Trotzdem sei es mir gestattet, ein Jenenser Exemplar, das ich auf der Mitte des Jenzig vorfand, näher zu beschreiben, um so mehr, als es einen ausgeprägten Zwergwuchs hatte, wie ich ihn nie zuvor gesehen habe. Sein Standort war ziemlich exponiert auf der Saaltalseite des erwähnten Berges. Zwei Hauptwurzeln (die nur an ihren Enden zarte Nebenwurzeln trugen) von 60 und 70 cm Länge bildeten, in einem Winkel von 60° zusammenlaufend, das nur 25 cm lange, dem Boden horizontal aufliegende Stämmchen von 1,7 cm Durchmesser. In einer Länge von 14 und 16 cm gab es 2 abgestorbene Sprosse ab. Die übrigen kurzlebigen, an ihrer Ansatzstelle ca. 1 cm im Diameter messenden Sprosse gehen strahlenförmig von dem verdickten Stammende ab. Der längste am Stamm rückläufige, ebenfalls horizontale Sproß maß 60 cm. Die mehr oder minder vertikalen Sekundärsprossen gaben dem Strauch eine Gesamthöhe von nur 2 dcm. Trotz ihrer dürftigen Entwicklung hatte diese Pflanze beinahe ein Menschenalter erreicht. Denn der Holzkörper des Stämmchens ließ 28 Jahrringe von 0,23 mm im Mittelwert erkennen.

Ein zweites Exemplar war über und über mit einer gelben Flechtenart bedeckt. Die Astspitzen waren abgedorrt und sämtliche Sprosse bis auf einen einzigen abgestorben. Das Stämmchen stand schief geneigt und ließ bei einer Strauchhöhe von kaum 4 dcm ein Alter von 23 Jahren erkennen. Vollständig abgestorben war ein 2 dcm hoher Krüppel von 28 Jahren.

Während BOTT die mittlere Ringbreite der Würzburger Krüppel auf 0,2 mm angibt, betrug dieser Wert bei den 3 untersuchten Jenenser Krüppeln 0,23, 0,28 und 0,36 mm.

Der Schlehenjahrring hat Aehnlichkeit mit dem von *Teucrium montanum*, so daß von einer Sonderskizzierung Abstand genommen wurde. Der auffallendste Unterschied besteht nur in den hier deutlich hervortretenden Markstrahlen.

Die Periodizität des Dickenzuwachses ist oft wie die unserer Waldbäume¹⁾ (vergl. Fig. 7). Meist aber sind die innersten

1) Ueber den Bau der Schlehrüppel, s. die Verhandl. der Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg, N. F. Bd. XXXVI.

1) Vergl. unter anderem M. BÜSGEN, Bau und Leben unserer Waldbäume, 1897, p. 95.

Ringe gut entwickelt und setzten sich an diese ohne Vermittlung sehr enge, nach der Peripherie an Stärke abnehmende Ringe an (vergl. Fig. 8).

Zur Erklärung der Tabelle will ich bemerken, daß ich unter No. 4 das BOTTsche Paradigma anführte. No. 5 und 6 stellen die ältesten Exemplare meiner Würzburger Untersuchungen dar, das eine mit 40, das andere mit 47 Jahren. Da sie eine Mittelstellung zwischen Krüppel- und Normalschlehen einnahmen, wurden sie damals in die Arbeit nicht aufgenommen. Unter No. 7 und 8 gab ich die Zahlen je einer von BOTT und von mir untersuchten Normalpflanze wieder.

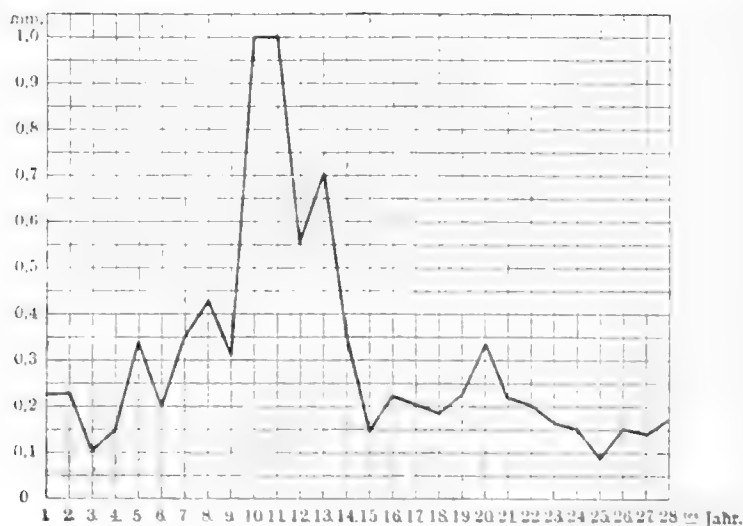


Fig. 7.

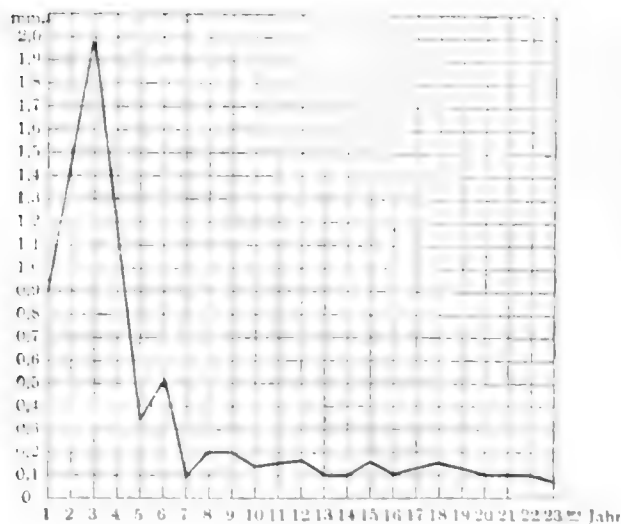


Fig. 8.

No.	Standort	Sproß- höhe in cm	Stärk- ster Durch- messer in cm	Wachs- tums- radius in mm	Alter	Jahrringbreite in mm			Bemerkungen
						Mini- mum	mitt- lere	Maxi- mum	
1	Jenzig, Mitte	20	1,7	6,34	28	0,08	0,23	1,00	im Absterben abgestorben vgl. BOTT, p. 43
2	" "	38	2,5	8,19	23	0,08	0,36	2,00	
3	" "	19	2	7,92	28	0,05	0,28	1,10	
4	Ravensburg	—	—	—	15	0,05	0,16	0,39	
5	Thalberg	115	—	14,80	40	0,07	0,35	0,93	} Normal- pflanzen
6	"	100	—	23,72	47	0,16	0,51	1,32	
7	Veitshöchheim	—	—	—	15	0,31	1,52	3,81	
8	"	1,90	3,4	14,17	11	0,84	1,29	2,45	

4. Clematis Vitalba.

Ebenfalls auf der spärlichen Ackerkrume des Kalkgebietes vegetiert Clematis Vitalba, die Liane unserer Heimat. Meist zieht sie allerdings eine leichte, über kalkigen Untergrund ausgebreitete, Humusdecke vor. Vergl. die Exemplare vom Sonnenberg.

Die Porosität ihres Holzes fällt schon dem makroskopischen Beobachter auf. Die oft 0,2 mm im Querschnitt messenden Gefäße, die im Frühholz gebildet werden, nehmen zuweilen die Hälfte des Jahrringes ein und geben diesem daher ein ganz besonderes Gepräge (Fig. B). Die auf Kosten des englumigen Stützgewebes

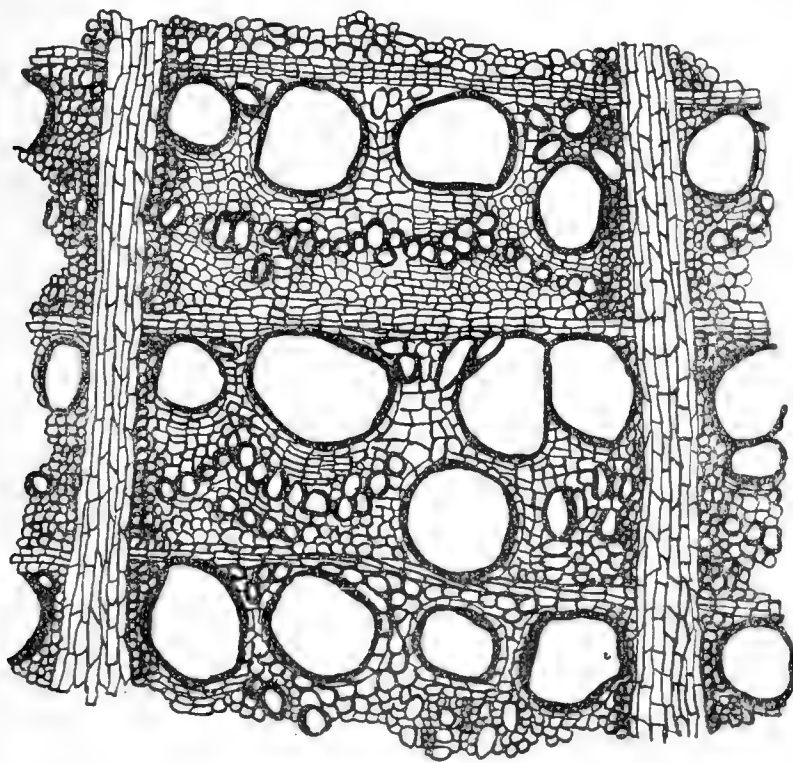


Fig. B. Clematis Vitalba.

weiten Röhren kann die Pflanze sich allerdings leisten, da sie ersteres nicht so sehr bedarf wie andere negativ geotropisch aufstrebende Holzpflanzen. Denn die Clematis überzieht meist Hecken oder windet sich an Bäumen empor, zuweilen kriecht sie auch am Boden, wenn sie solche Stützen nicht vorfindet.

Die mittlere Holzringbreite schwankt zwischen 0,41 und 2,61 mm. Der stärkste Ring maß 3,50 mm, der schwächste 0,14 mm.

Die oberirdischen Sprosse werden nicht so alt wie der Wurzelstock. Das Alter des ältesten Triebes mußte wegen Kernfäule geschätzt werden. Mehr als 24 Jahre war er wohl kaum geworden. Der 41-jährige Wurzelstock von dem Kunitzberg schien, wie aus der Kurvenzeichnung hervorgeht, ebenfalls im Absterben begriffen zu sein, auch trug er nur noch einen einzigen kümmerlichen Sprossen.

Die Periodizität ist sowohl im Trieb wie in der Wurzel dieselbe wie bei unseren Waldbäumen. Vergl. die Zeichnung.

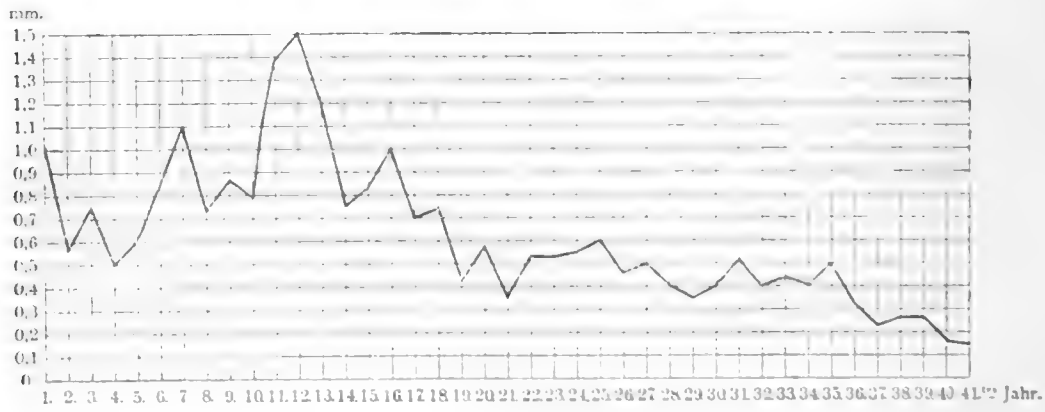


Fig. 9.

No.	Standort	Durchmesser (stärkster) in cm	Wachstums- radius (stärkster) in mm	Alter	Jahrringbreiten in mm			Bemerkungen
					Mini- mum	mitt- lere	Maxi- mum	
1	Kunitzberg	1,5	7,46	7	0,85	1,07	1,33	
2	Sonnenberg	—	10,04	13	0,40	0,77	1,12	
3	„	2,5	9,72	13	0,40	0,75	1,10	
4	Kunitzberg	—	(8,74)	x + 10	0,45	0,87	1,30	kernfaul
5	Sonnenberg	4,7	26,07	10	1,81	2,61	3,50	Hauptwurzel
6	„	3,1	(19,21)	x + 13	0,66	1,48	2,83	kernfaul
7	Kunitzberg	2,6	(7,64)	x + 14	0,25	0,55	0,90	kernfaul: x = ca. 10
8	„	1,9	(7,08)	x + 12	0,35	0,59	1,00	„ x = ca. 4
9	„	4,4	25,13	41	0,14	0,61	1,50	Wurzelstock
10	Mönchsbruch	1,4	5,58	11	0,27	0,51	0,76	aus Hess.-Darmst.
11	Thalberg	4,5	21,39	17	0,37	1,26	2,45	} aus der Umgegend von Würzburg
12	Waldspitze	—	4,94	12	0,19	0,41	0,65	

Ant. Reichenow, Uebersicht der auf der deutschen Tiefsee-Expedition gesammelten Vögel. Mit 2 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 M.
Bruno Jurich, Die Stomatopoden der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 6 Tafeln. Preis: 13 M.

Bd. VIII, Lief. I.

Joh. Thiele, Die Leptostraken. Mit 4 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 8 M. 50 Pf.

Bd. IX, Lief. I.

Johannes Meisenheimer, Pteropoda. Mit 27 Tafeln, 9 Karten und 35 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 120 M., Vorzugspreis: 100 M.

Bd. X, Lief. I u. II.

Kapitän W. Sachse, Das Wiederauffinden der Bouvet-Insel durch die deutsche Tiefsee-Expedition. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 18 M., Vorzugspreis: 16 M.

F. Zirkel und R. Reinisch, Petrographie. I. Untersuchung des vor Enderby-Land gedredhten Gesteinsmaterials. Mit 1 Tafel und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 M., Vorzugspreis: 2 M. 50 Pf.

Bd. XI, Lief. I.

Franz Eilhard Schulze, Die Xenophyophoren, eine besondere Gruppe der Rhizopoden. Mit 8 Tafeln. Einzelpreis: 20 M., Vorzugspreis: 16 M. 50 Pf.

Bd. XII, Lief. I—III.

Richard Goldschmidt, Amphioxides. Mit 10 Tafeln und 9 Abbildungen. Einzelpreis: 30 M., Vorzugspreis: 25 M. 50 Pf.

Dr. Günther Neumann, Doliolum. Mit 15 Tafeln und 20 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 40 M., Vorzugspreis: 32 M., 50 Pf.

Dr. C. Apstein, Salpen der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 7 Tafeln und 15 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 18 M., Vorzugspreis: 14 Mark.

Ueber die Biologie in Jena während des 19. Jahrhunderts. Vortrag gehalten in der Sitzung der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft am 17. Juni 1904. Von Dr. **Ernst Haeckel**, Prof. an der Universität in Jena. Preis: 50 Pf.

Vererbung und Chromosomen. Vortrag, gehalten am 27. Sept. 1905 in der Gesamtsitzung der beiden wissenschaftlichen Hauptgruppen der 77. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Meran von Dr. **Karl Heider**, Prof. der Zoologie in Innsbruck. Mit 40 teilweise farbigen Figuren im Text. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Die Inlandstämme der Malayischen Halbinsel. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise durch die vereinigten Malayischen Staaten. Von Dr. **Rudolf Martin**, a. o. Professor der Anthropologie und Direktor des anthropologischen Institutes der Universität Zürich. Mit 137 Textabbildungen, 26 Tafeln und 1 Karte. Preis: 60 Mark.

Die Wirbeltiere Europas mit Berücksichtigung der Faunen von Vorderasien und Nordafrika. Analytisch bearbeitet von Prof. Dr. **Otto Schmiedeknecht**, Custos des F. Naturalienkabinets in Rudolstadt. Preis: 10 Mark.

Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere. Ein Lehrbuch für Morphologen, Physiologen, praktische Aerzte und Studierende. I. Teil: **Allgemeine Missbildungslehre (Teratologie).** Eine Einführung in das Studium der abnormen Entwicklung von Dr. **Ernst Schwalbe**, a. o. Professor der allgemeinen Pathologie und pathol. Anatomie an der Universität Heidelberg. Mit 1 Tafel und 165 Abbildungen im Text. Preis: 6 Mark.

Untersuchungen zur vergleichenden Muskellehre der Wirbeltiere.

**Die Musculi serrati postici der Säugetiere
und ihre Phylogenese.**

Von

Dr. F. Maurer,

o. Professor der Anatomie und Direktor der Anatomischen Anstalt in Jena.

Mit 4 Tafeln und 28 Figuren im Text.

Preis: 20 Mark.

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Für Studierende bearbeitet

von

Dr. Robert Wiedersheim,

o. ö. Prof. der Anatomie, Direktor des anatomischen Instituts der Univ. Freiburg i. B.

Sechste, vielfach umgearbeitete und stark vermehrte Auflage
des „Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbeltiere“.

Mit 1 lithographischen Tafel und 416 Textabbildungen in 814 Einzeldarstellungen.

Preis: brosch. 17 Mark 50 Pf., geb. 20 Mark.

Allgemeine Biologie.

Zweite Auflage des Lehrbuchs

„Die Zelle und die Gewebe“.

Von

Prof. Dr. Oscar Hertwig,

Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin.

Mit 371 Abbildungen im Text. — Preis: 15 Mark, geb. 17 Mark.

Goethes Verhältnis zur Mineralogie und Geognosie.

Rede

gehalten zur Feier der akadem. Preisverteilung am 16. Juni 1906

von

Dr. Gottlob Linck,

o. ö. Professor der Mineralogie und Geologie,
d. Z. Prorektor.

Mit Bildern von Goethe und Lenz und einem Brief-Facsimile.

Preis: 2 Mark.

6692

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Einundvierzigster Band.

Neue Folge, Vierunddreissigster Band.

Viertes Heft.

Mit 9 Tafeln und 54 Figuren im Text.

Inhalt.

LECCO, THOMAS M., Das Ganglion ciliare einiger Carnivoren. Ein Beitrag zur Lösung der Frage über die Natur des Ganglion ciliare. Mit 18 Figuren im Text.

OEDER, REINHARD, Die Entstehung der Munddrüsen und der Zahnleiste der Anuren. Mit Tafel XXIV u. XXV und 14 Figuren im Text.

LUBOSCH, WILHELM, Ueber das Kiefergelenk der Monotremen. (Zweite Folge einer Reihe von Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Gelenke.) Mit Tafel XXVI—XXIX und 5 Figuren im Text.

KÜKENTHAL, W., Beiträge zur Anatomie eines weiblichen Gorilla.

GRABOWSKY, F., Beitrag zur Biologie des Gorilla. Mit Tafel XXX.

HEINE, Das Auge des Gorilla. Mit Tafel XXXI.

STAHR, HERMANN, Ueber die Zungenpapillen des Breslauer Gorilla-weibchens. Mit 16 Figuren im Text.

GERHARDT, ULRICH, Die Morphologie des Urogenitalsystems eines weiblichen Gorilla. Mit Tafel XXXII und 1 Figur im Text.

Preis: 15 Mark.

A J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer.

1906.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf

dem Dampfer „Valdivia“ 1898—1899. Im Auftrage des Reichsamtes des Innern
herausgeg. von **Carl Chun**, Professor d. Zoologie in Leipzig, Leiter der Expedition
Bisher erschienen:

Bd. I.

Dr. Gerhard Schott, Ozeanographie und maritime Meteorologie. Im Auftrage
des Reichs-Marineamts bearbeitet. Mit einem Atlas von 40 Tafeln (Karten, Pro-
filen, Maschinenzeichnungen u. s. w.), 26 Tafeln (Temperatur-Diagrammen) und
35 Figuren im Text. Preis für Text und Atlas 120 Mark.

Bd II, 1. Teil, Lief I.

H. Schenck, I. Vergleichende Darstellung der Pflanzengeographie der sub-
antarktischen Inseln, insbesondere über Flora und Vegetation von Kerguelen.
Mit Einfügung hinterlassener Schriften A. F. W. Schimpers. Mit 11 Tafeln
und 33 Abbildungen im Text. II. Ueber Flora und Vegetation von St. Paul
und Neu-Amsterdam. Mit Einfügung hinterlassener Berichte A. F. W.
Schimpers. Mit 5 Tafeln und 14 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 50 M.,
Vorzugspreis: 40 M.

Bd. III.

Prof. Dr. Ernst Vanhöffen, Die acraspeden Medusen der deutschen Tiefsee-
Expedition 1898—1899. Mit Tafel I—VIII. — Die craspedoten Medusen der
deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. I. Trachymedusen. Mit Tafel IX—XII.
Einzelpreis: 32,— M., Vorzugspreis für Abnehmer des ganzen Werkes 25,— M.

Dr. phil. L. S. Schultze, Die Antipatharien der deutschen Tiefsee-Expedition
1898—1899. Mit Tafel XIII u. XIV und 4 Abbild. im Text. Einzelpreis:
5,— M., Vorzugspreis: 4,— M.

Dr. phil. Paul Schacht, Beiträge zur Kenntnis der auf den Seychellen
lebenden Elefanten-Schildkröten. Mit Tafel XV—XXI. Einzelpreis: 16,— M.,
Vorzugspreis: 13,— M.

Dr. W. Michaelsen, Die Oligochäten der deutschen Tiefsee-Expedition nebst
Erörterung der Terricolenfauna oceanischer Inseln, insbesondere der Inseln
des subantarktischen Meeres. Mit Tafel XXII und 1 geographischen Skizze.
Einzelpreis: 4,— M., Vorzugspreis: 3,50 M.

Joh. Thiele, *Proneomenia Valdiviae* n. sp. Mit Tafel XXIII. Einzelpreis:
3,— M., Vorzugspreis: 2,50 M.

K. Möbius, Die Pantopoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit
Tafel XXIV—XXX. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 12,50 M.

Günther Enderlein, Die Landarthropoden der von der Tiefsee-Expedition
besuchten antarktischen Inseln. I. Die Insekten und Arachnoiden der Ker-
guelen. II. Die Landarthropoden der antarktischen Inseln St. Paul
und Neu-Amsterdam. Mit 10 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis:
17 M., Vorzugspreis: 15 M.

Bd. IV.

Prof. Fr. E. Schulze, Hexactinellidae. Mit einem Atlas von 52 Tafeln. Preis:
120 Mark.

Bd. V, Lief. 1.

Johannes Wagner, Anatomie des *Palaeopneustes niasicus*. Mit 8 Tafeln und
8 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 20,— M., Vorzugspreis: 17 Mark.

Bd. VI.

Franz Doflein, Brachyura. Mit 58 Tafeln, 1 Texttafel und 68 Figuren und
Karten im Text. Preis: 120 Mark.

Bd. VII.

v. Martens und Thiele, Die beschaltten Gastropoden der deutschen Tiefsee-
Expedition 1898—1899. A. Systematisch-geographischer Teil. Von Prof.
v. Martens. B. Anatomisch-systematische Untersuchungen einiger Gastro-
poden. Von Joh. Thiele. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzel-
preis: 32 M., Vorzugspreis: 26 M.

Dr. W. Michaelsen, Die stolidobranchiaten Ascidien der deutschen Tiefsee-
Expedition. Mit Tafel X—XIII. Einzelpreis: 13,— M., Vorzugspreis: 11,— M.

Dr. Emil von Marenzeller, Steinkorallen. Mit 5 Tafeln. Einzelpreis: 16 M.,
Vorzugspreis: 12 M.

Franz Ulrich, Zur Kenntnis der Luftsäcke bei *Diomedea exulans* und *Diomedea*
fuliginosa. Mit Tafel XIX—XXII. Einzelpreis: 9,— M., Vorzugspreis: 7,50 M.

Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlages.

Das Ganglion ciliare einiger Carnivoren.

Ein Beitrag zur Lösung der Frage über die Natur des Ganglion ciliare.

Von

cand. med. **Thomas M. Lecco.**

Mit 18 Figuren im Text.

Die rätselhafte Natur des Ganglion ciliare hat mir neuer Beobachtung wert erschienen und deshalb stellte ich unter den Säugetieren eine Reihe von Untersuchungen an. Durch einen Zufall schenkte ich meine Aufmerksamkeit anfänglich besonders der Ordnung der Carnivoren, und die Untersuchung hat Resultate ergeben, welche mir der Mühe wert scheinen, sie mitzuteilen.

Ich habe Gelegenheit gehabt, durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. F. MAURER in Jena 1 jungen Tiger, 2 junge Löwen, 4 Katzen, 2 Schleickkatzen, 1 Fuchs und 2 Hunde zu präparieren. Die Präparate waren für die makroskopischen Zwecke größtenteils gut konserviert und in üblicher Weise in Alkohol oder Formalin gehärtet oder in Chromsäure zur Präparation vorbereitet.

Die Präparation selbst pflegte ich folgendermaßen auszuführen: durch einen sagittalen Sägeschnitt, in der Medianlinie geführt, wurden beide Hälften des Schädels entzwei getrennt; mit einem weiteren horizontalen Schnitt nahm ich, nachdem das Gehirn vorher herausgenommen war, die Schädeldachteile ab. Vom Boden der vorderen Schädelgrube und von dem Sinus cavernosus wurde die harte Hirnhaut vorsichtig abgezogen und die Nerven des Sinus cavernosus auspräpariert. Die Knochenteile, welche das Augenhöhlendach bilden, den größten Teil des Siebbeins und des großen Keilbeinflügels entfernte ich mit Meißel und Knochenzange; ebenso einen Teil der Kaumuskeln, welche die hintere laterale Wand der Augenhöhle bilden. Auf diese Weise bekam ich den Inhalt der Augenhöhle, in der Periorbita eingekapselt,

größtenteils frei. Die Freilegung geschieht fast ohne alle Schwierigkeiten, nur in der Gegend des Foramen opticum und der Fissura orbitalis superior ist etwas Vorsicht nötig. Nach der Freilegung der Augenhöhlennerven im Sinus cavernosus wurde die Periorbita gespalten zur weiteren Verfolgung der in Betracht kommenden Nerven. Dabei fand ich es für zweckmäßig, mit der Spaltung an jener Stelle zu beginnen, wo man den N. trochlearis durchschimmern sieht. Dieser Nerv samt seinem M. obliquus oculi superior ist leicht freizulegen und ich habe gewöhnlich beide vom Präparate vollkommen weggenommen. Der N. frontalis, welcher dadurch zum Vorschein kommt, wird teilweise auspräpariert, während die beiden Muskeln, Mm. levator palpebrae superioris und rectus oculi superior vorsichtig von den Oculomotoriusästen losgelöst und entfernt werden. Gleich unterhalb dieser beiden Muskeln zeigen sich die Stämme des N. oculomotorius und N. ophthalmicus. Bei der weiteren Verfolgung der feineren Aeste dieser beiden Nerven mußte in einigen Fällen eine Lupe zu Hilfe genommen werden. Weiterhin ist es vorteilhaft, schrittweise einzelne Partien des M. rectus oculi medialis und retractor bulbi, später auch einen Teil des M. rectus oculi lateralis zu entfernen; ich pflegte auch mit dem Sehnerv dasselbe zu tun.

Die Befunde, welche durch solche Präparation gewonnen wurden, haben sich verschieden gezeigt. Nicht einmal bei einem und demselben Tiere waren die Verhältnisse auf beiden Seiten vollkommen gleich. Doch in allen Fällen wurden gewisse übereinstimmende charakteristische Züge gefunden, aus welchen ich bald ein idealisiertes Bild rekonstruieren konnte.

Ich beginne die Beschreibung dieses Bildes mit dem N. oculomotorius, welcher gleich nach seinem Eintritt in die Augenhöhle sich in 2 Aeste teilt, von denen der eine — der Ramus superior mehr oberflächlich liegt, den M. levator palpebrae und M. rectus oculi superior versorgt; während der andere, der sogen. Ramus inferior n. oculomotorii mehr in die Tiefe geht und die Bahn unter dem N. opticus nach vorn und zugleich medial sucht. In seinem Verlaufe verteilt dieser Zweig des Augenmuskelnerven seine Aeste in folgender Weise: Sein erster Ast begibt sich zu dem M. rectus oculi medialis und versorgt ihn; dann läuft der Stamm eine kurze Zeit, ohne irgendwelche Aeste abzugeben, zwischen dem M. rectus oculi inferior und unterer Portion des M. retractor bulbi nach vorn, bis er etwa die Mitte der Länge der unteren Augenhöhlwand erreicht, wo er in 2 Endäste zerfällt. Einer von ihnen und

zwar derjenige, welcher kurz, sehr dick und öfters in mehrere Bündel gelöst erscheint, begibt sich zu dem *M. rectus oculi inferior*; dagegen der andere, welcher schlank und lang ist und als Fortsetzung des Stammes erscheint, endet im *M. obliquus oculi inferior*. Der letzte ist von allen Oculomotoriusästen der interessanteste, weil er gleich nach seiner Entstehung eine randständige, mäßig große ellipsoidförmige, rötlich-weiße Anschwellung zeigt, für welche man schon dem äußeren Anblick nach annehmen kann, daß sie gangliöser Natur sei; die mikroskopische Untersuchung hat diese Annahme immer bestätigt. Die genaue Lage dieses Nervenknötens findet sich zwischen der unteren und zugleich medialen Portion des *M. retractor bulbi* und dem *M. rectus oculi inferior*, an welchem er durch das lockere Bindegewebe befestigt ist. Zweifellos ist das derjenige Nervenknöt, welchen alle Lehr- und Handbücher der vergleichenden und menschlichen Anatomie als Ganglion ciliare, lenticulare, ophthalmicum oder (mit SCHWALBE 20) als Ganglion oculomotorii beschreiben.

Vom Ganglion ciliare des Menschen unterscheidet sich dieses Ganglion durch das Fehlen einer direkten Radix longa und durch seine innige Anlagerung an den *R. oculomotorii ad musculus obliquum inferiorem*, so daß auch von einer gesondert vom Stamm abgehenden Radix brevis nicht gesprochen werden kann. Die aus dem Ganglion austretenden Nerven verhalten sich im allgemeinen wie die *Nn. ciliares breves* des Menschen, nur einer macht eine Ausnahme und ist deshalb genauer Beschreibung wert.

Dieser Nerv, den ich wegen seiner auffallenden Dicke *N. ciliaris crassus* nenne, verläuft erstens nach oben, erreicht auf diese Weise den oberen Rand der unteren und medialen Portion des *M. retractor bulbi*, überschreitet ihn und gelangt so in den Hohlkegel, welchen die einzelnen Partien des *M. retractor bulbi* bilden. Hier ändert er in einer raschen Biegung die Richtung seines bisherigen Verlaufes und nimmt unter dem *N. opticus* eine laterale Richtung, aber nur für kurze Zeit, denn kaum hat er den lateralen Rand des Sehnerven erreicht, macht er wieder eine Biegung von ungefähr 90°, um endlich direkt nach vorn zum Augapfel zu verlaufen. Bei der letzten Biegung begegnet er einem feinen Ast des *N. trigeminus*, mit welchem er sich unter Bildung einer kleinen Anschwellung verbindet. Diese zeigt eine rötlich-weiße Farbe und mikroskopische Untersuchungen derselben deutliche Ganglienzellen. Es ist kein Zweifel, daß diese Anschwellung

ein Ganglion ist, und ich nenne es wegen seiner geringeren Größe Ganglion ciliare minus.

Der zweite Nerv, der die meiste Beachtung verdient, ist der N. ophthalmicus, er spaltet sich in den N. frontalis und in den N. nasociliaris. Der letztere, für uns zunächst viel wichtigere, gibt zuerst 2 feine Nerven ab, welche unter dem M. rectus oculi superior und durch die einzelnen Portionen des M. retractor bulbi den Weg nach vorn suchen. Einer von ihnen verhält sich wie ein einfacher N. ciliaris longus, und als solcher dringt er in den

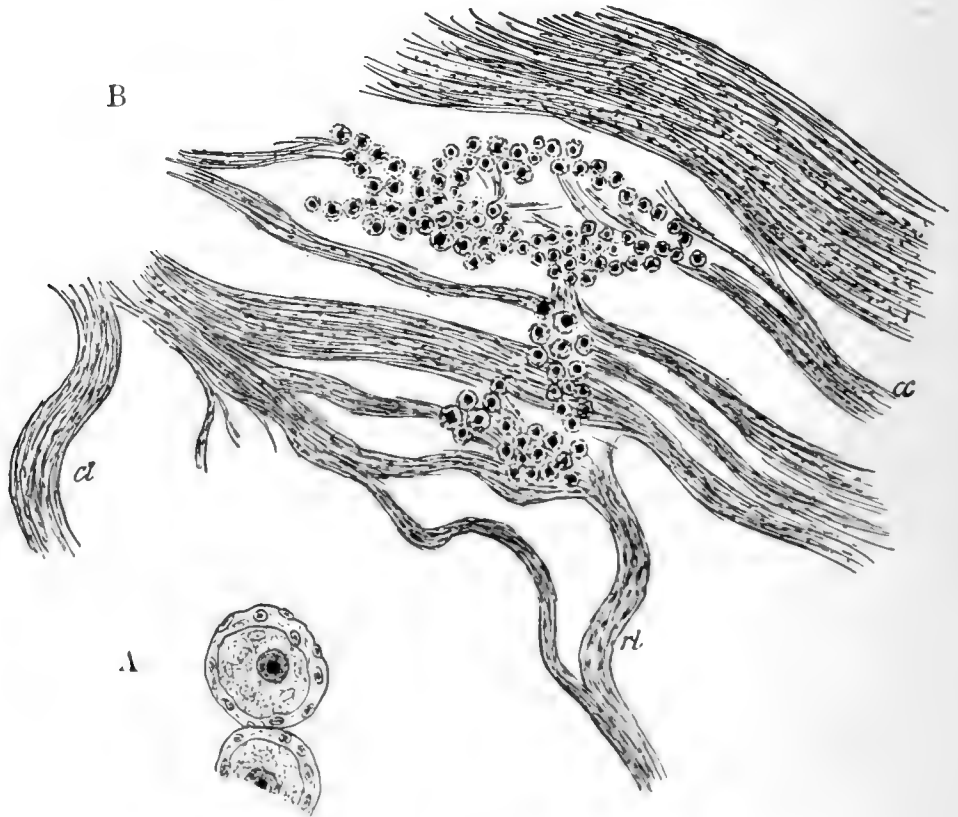


Fig. 1.

Augapfel hinein; der andere aber, der noch feiner und zarter ist, trifft zuerst den N. opticus, wird an die Scheide des letzteren durch das lockere Bindegewebe befestigt und läuft eine Zeitlang mit ihm parallel, bis er endlich dem N. ciliaris crassus begegnet, um sich mit ihm zu verbinden. Diesen Ast des N. trigeminus, welcher der konventionellen Radix longa s. sensibilis entspricht und, wie man später sehen wird, öfters in mehrere gesonderte Nerven zerfällt, bezeichne ich auch mit dem Namen Radix longa. Die oben erwähnte Verbindungsstelle befindet sich ungefähr an der Grenze des mittleren und distalen Drittels des Sehnerven an der lateralen und unteren Seite desselben. Die Verbindung

geschieht, wie schon oben erwähnt, unter Bildung eines kleinen Ganglion, des Ganglion ciliare minus.

Das Ganglion ciliare minus ist sehr klein, von unregelmäßiger Form und rötlich-weißer Farbe. Unter dem Mikroskop konnte ich sehr deutliche Ganglienzellen nachweisen. Sie waren größtenteils groß, rund, mit einer kernreichen Kapsel umhüllt (Fig. 1 A) und lagen gruppenweise in großen Haufen beisammen (Fig. 1 B). Das Ganglion entsendet einige feine Nn. ciliares breves.

Ich gehe nun zur Beschreibung der einzelnen Fälle über.

1. **Paradoxurus typus** (Fig. 2) zeigt in seiner linken Augenhöhle die einfachsten Verhältnisse. Der 1. Ast des N. trigeminus (V_1) teilt sich, wie gewöhnlich, in 2 Zweige, N. frontalis (f) und N. nasociliaris (nnc).

Der N. nasociliaris entsendet zuerst einen sehr feinen Ast (rl), der unter dem M. rectus oculi superior und M. levator palpebrae und zwischen den einzelnen Portionen des M. retractor bulbi den Weg in die Tiefe der Augenhöhle sucht. Das ist die Radix longa, welche die Sehnervenscheide erreicht, an sie durch lockeres Bindegewebe befestigt wird und längs der unteren und lateralen Seite des Opticus verläuft. In ihrem Verlauf verbindet sie sich mit dem N. ciliaris crassus (cc) und bildet mit ihm eine sehr kleine Anschwellung (gcm), welche mehr durch ihre rötliche Farbe als durch ihre Größe auffallend ist. Aus dieser Anschwellung, welche nichts anderes ist als das Ganglion ciliare minus, entspringt nur ein Nerv, der wie die Fortsetzung des N. ciliaris crassus erscheint und sich direkt, ohne eine Verbindung mit irgend welchem Nerv einzugehen, zu dem Augapfel begibt. Aus dem N. nasociliaris entspringt noch ein etwas dickerer Nerv, welcher sich sehr bald in 2 Nn. ciliares longi (cl) teilt, die jeder für sich in den Augapfel in der Nähe des Sehnerveneintrittes hineindringen.

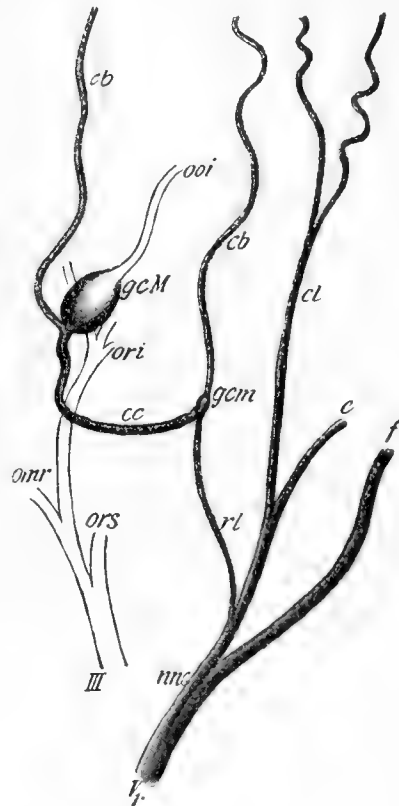


Fig. 2.

Der N. oculomotorius (III) aber setzt, nachdem er seine 5 Aeste den 5 Muskeln abgegeben hat, seinen weiteren Verlauf als

Ramus oculomotorii ad musculum obliquum inferiorem (*ooi*) fort. Letzterer, der schlank und von allen der längste ist, trägt unweit von seiner Entstehung eine randständige gangliöse Anschwellung (*gcM*) von beträchtlicher Größe, ellipsoider Form und rötlich-weißer Farbe. Diese Anschwellung stellt das Ganglion ciliare der Autoren dar, welches ich aber, zum Unterschied von dem vorher beschriebenen Ganglion ciliare minus, als *majus* bezeichne. Das Ganglion findet sich so nahe der Teilungsstelle des N. oculomotorius in seine 2 Endäste, daß man erst durch genauere Beobachtung durch die Lupe von seiner Zugehörigkeit zu dem Ramus oculomotorii ad M. obliquum inferiorem sich überzeugen kann. Von einer Radix longa oder sympathica ist keine Spur vorhanden. Aus dem hinteren Ende des Ganglions entspringen 2 Nerven: einer (*cb*) entspricht in allem einem gewöhnlichen N. ciliaris brevis, der andere N. ciliaris crassus (*cc*) ist dick und nimmt den ihm eigentümlichen Verlauf. Wie schon erwähnt, verbindet er sich mit der Radix longa unter Bildung des Ganglion ciliare minus.

2. **Genetta pardina** zeigt in ihrem Ciliarnervensystem der linken Seite ähnliche Verhältnisse. Aus dem N. nasociliaris entspringen nacheinander die Radix longa, dann ein N. ciliaris longus und weiter der N. ethmoidalis und N. infratrochlearis. Die Radix longa sucht den N. ciliaris crassus und verbindet sich mit ihm unter Bildung eines kleinen, aber eigentümlich gestalteten und plattgedrückten Knotens, welcher schon der äußeren Ansicht nach als Ganglion sich kund gibt. Aus ihm laufen 3 Nn. ciliares breves aus. Das Ganglion ciliare majus verhält sich wie bei den übrigen Carnivoren, d. h. es hat weder direkte sympathische noch Trigeminiwurzeln; es liegt auf dem R. oculomotorii ad musculum obliquum inferiorem und hat einen N. ciliaris brevis und einen N. ciliaris crassus als periphere Zweige. Eine Andeutung einer aus dem Oculomotorius gesonderten kurzen Wurzel kann man diesmal auch sehen. Besonders erwähnenswert ist der Umstand, daß sich im Sinus cavernosus der N. abducens dem Ganglion semilunare anlegt und in den N. ophthalmicus übergeht, um später wieder frei zu werden. Diese Verwachsung ist insofern von Wichtigkeit, als der Abducens diesmal reichliche Anastomosen mit den sympathischen Nerven des Plexus caroticus eingeht. Offenbar gelangen teilweise auf diesem Wege die sympathischen Nervenfasern in den N. ophthalmicus und weiterhin in die Radix longa und erreichen so das Ganglion ciliare minus. Eine

Radix media s. *sympathica*, wie sie beim Menschen und vielen anderen Säugetieren beschrieben ist, finde ich weder bei *Paradoxurus*, noch bei *Genetta*, noch bei irgend einem Vertreter der Carnivoren.

Die Befunde in der rechten (Fig. 3) Augenhöhle weichen nur insofern von denen der linken ab, sich die *Radix longa* (*rl*) nicht als selbständiger Zweig aus dem *N. nasociliaris* abzweigt, sondern erst eine Zeitlang gemeinschaftlich mit dem *N. ciliaris longus* verläuft, um erst später frei zu werden; ebenso nehmen aus dem Ganglion ciliare minus nicht 3, sondern nur 2 *Nn. ciliares breves* (*cb*) ihren Ursprung. — Das Ganglion ciliare majus (*gcM*) liegt in unmittelbarer Nähe jener Stelle des *N. oculomotorius* (*III*) an, von der einerseits mehrere Zweige (*ori*) für den *M. rectus oculi inferior* abgegeben werden, und andererseits der Ast (*ooi*) für den *M. obliquus oculi inferior* abgeht; mit Zuhilfenahme einer Lupe erkennt man aber, daß das Ganglion tatsächlich nur dem Ast (*ooi*) für den unteren schiefen Augenmuskel aufsitzt. Eine direkte Verbindung dieses

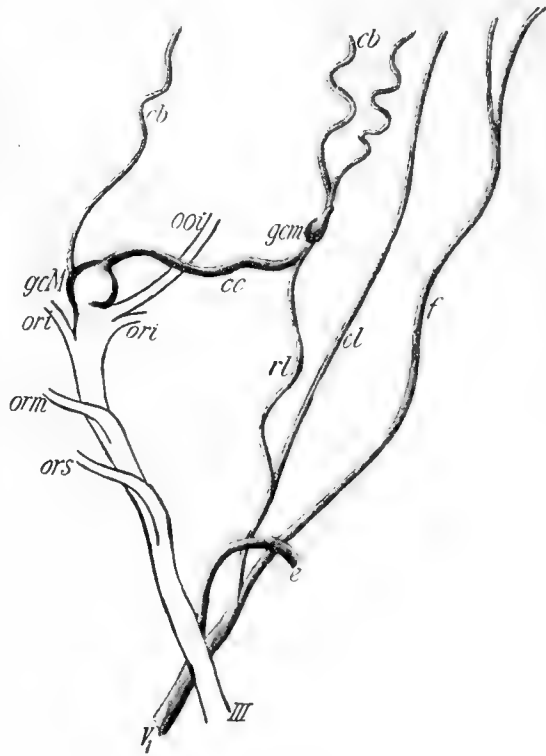


Fig. 3.

Knotens mit dem *N. trigeminus* oder *N. sympathicus* ist auch diesmal nicht vorhanden. Von einer Verwachsung des *N. abducens* mit dem *N. trigeminus* ist diesmal nichts zu sehen.

3. *Felis tigris* bietet bei der Auflösung seiner Verhältnisse schon mancherlei Schwierigkeiten dar. In der linken Augenhöhle (Fig. 4) sind die Verhältnisse folgendermaßen gestaltet: Aus dem *N. nasociliaris* (*nnc*) entspringt als erster Ast ein feiner Nerv, welcher sich nach sehr kurzem Verlauf in 2 noch feinere Nerven teilt; einer von ihnen (*cl*) ist ein *N. ciliaris longus*, der andere (*rl*) entspricht der *Radix longa*. Aber diesmal begibt sich die *Radix longa* nicht einfach zu dem *N. ciliaris crassus*, um mit ihm das Ganglion ciliare minus zu bilden, sondern sie gibt zuerst einen Ast (*rr*) ab, welcher, den Weg unter dem *Opticus* nehmend, dem

N. ciliaris crassus begegnet und sich mit ihm auf der unteren und medialen Seite des *Opticus*, in der Nähe des *Ganglion ciliare majus* verbindet, ohne dabei Spuren von einer Verdickung zu zeigen. Ich fasse diesen Nervenast als *Radix recurrens* im Sinne *HYRTL* (11) auf und glaube, daß er die Nervenfasern dem *Ganglion ciliare majus* durch den *Nervus ciliaris crassus* zuführt. Die eigentliche lange Wurzel verbindet sich erst etwas mehr nach

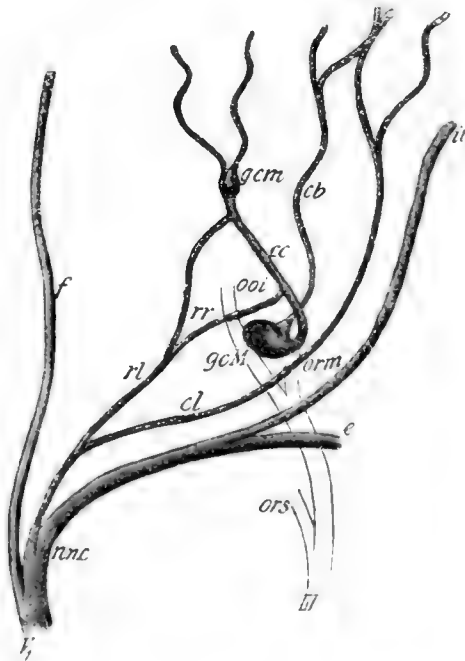


Fig. 4.

vorn und lateral mit dem *N. ciliaris crassus* unter Bildung einer länglichen, kaum sichtbaren Verdickung (*gcm*), aus welcher 2 *Nn. ciliares breves* entspringen. — Die andere gangliöse Verdickung (*gcM*), welche man in diesem Ciliarnervensystem findet, stellt das *Ganglion ciliare majus* dar. Wieder habe ich mich, wenn auch nicht auf den ersten Blick, von der Angehörigkeit dieses Knotens zu dem *Ramus oculomotorii ad m. obliquum inferiorem (ooi)* überzeugen können. Es ist mäßig groß und von ellipsoider Form. Aus seinem hinteren Ende entspringt der *N. ciliaris crassus (cc)*

und ein *N. ciliaris brevis (cb)*, welcher letzterer vor dem Eintritt in den Augapfel mit dem *N. ciliaris longus* eine Anastomose eingeht.

Die rechte Seite dieses Tieres (Fig. 5) ist in Bezug auf das Ciliarsystem der linken im allgemeinen fast gleich; die *Radix longa* zeigt auch diesmal einen ungewöhnlichen Verlauf. Man sieht, wie ein Nerv (*rr*) direkt aus dem *N. ophthalmicus* entspringt, und zwar zwischen dem *N. frontalis (f)* und *N. nasociliaris (nnc)*, und wie er sich dann die Bahn zwischen den oberen Portionen des *M. retractor bulbi* und unter dem *N. opticus* schafft, um sich auf der medialen und unteren Seite des letzteren mit dem *N. ciliaris crassus* zu verbinden. An dieser Stelle der Verbindung ist aber keine Verdickung bemerkbar. Also auch diesmal war ein gesonderter Nerv vorhanden, welcher große Aehnlichkeit mit der *Radix recurrens* des Menschen hat. Ich werde Gelegenheit haben, im Laufe dieser Abhandlung noch einige Fälle zu zeigen, wo dieser Nerv vorhanden ist, aber von seiner Selbständigkeit sehr

viel eingebüßt hat. Dagegen kann man an der Verbindungsstelle des N. ciliaris crassus mit einem anderen Nerven (*rl*), welcher eine weite Strecke mit dem N. ciliaris longus gemeinsam verläuft, und welcher die Radix longa darstellt, eine kleine konische, rötlich-weiße und scharf abgrenzbare Aufquellung (*gcm*) bemerken, welche auch der Lage nach (laterale und untere Seite des N. opticus) dem Ganglion ciliare minus entspricht.

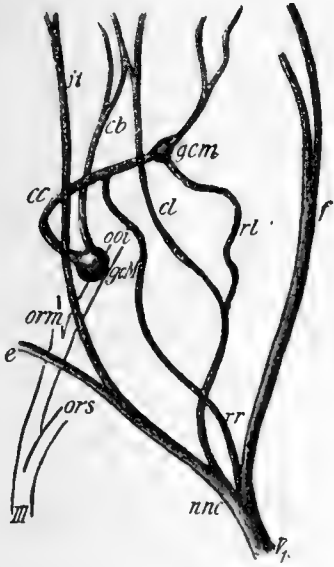


Fig. 5.

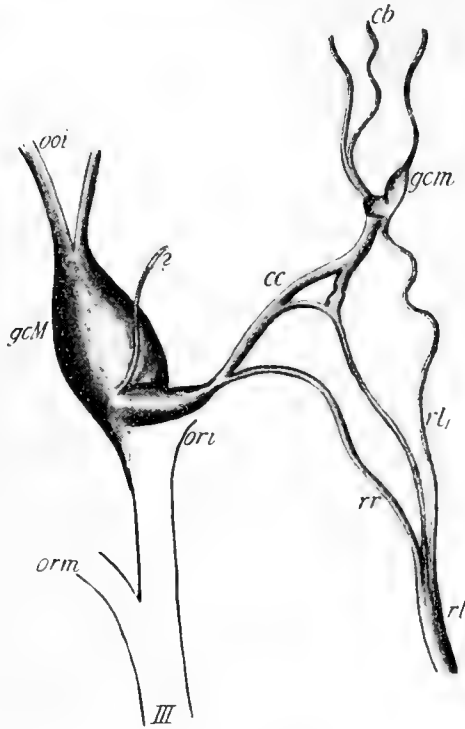


Fig. 6.

4. **Felis leo I** (Fig. 6) ist mit seiner rechten Augenhöhle in Bezug auf die Radix longa sehr interessant. Dieser Nerv (*rl*) entspringt direkt aus dem N. ophthalmicus als ein feiner Zweig, welcher später in 3 noch feinere Aeste zerfällt. Alle diese verbinden sich mit dem N. ciliaris crassus, aber jeder wieder auf eigene Art. Einer (*rr*) trifft den N. ciliaris crassus in der Nähe seines Ursprungs aus dem Ganglion ciliare majus und verbindet sich derart mit dem genannten Nerven, daß man gut sehen kann, wie er seinen Verlauf in dem N. ciliaris crassus nicht zu der Peripherie, sondern gegen das Ganglion ciliare majus fortsetzt. Der 2. Ast begegnet dem N. ciliaris crassus auf der unteren und lateralen Seite des N. opticus und teilt sich da unmittelbar vor der Verbindung in 2 Aeste, von denen einer die zentripetale, der andere die zentrifugale Richtung einnimmt. Der 3. Ast (*rl₁*) endlich erreicht den N. ciliaris crassus etwas mehr nach vorn und

bildet mit ihm das Ganglion ciliare minus (*gcm*). Diesmal ist das Ganglion ebenfalls sehr klein, aber es ist scharf abgegrenzt und von unregelmäßiger Form; aus ihm entspringen 3 Nn. ciliares breves (*cb*), die sich alle zum Augapfel begeben, ohne eine Anastomose mit dem N. ciliaris longus einzugehen.

Das Ganglion ciliare majus (*gcM*) ist sehr groß und — was auffallend ist — liegt nicht, wie gewöhnlich, an dem R. oculomotorii ad musculus obliquum inferiorem, sondern im Stamme des N. oculomotorius selbst, unmittelbar nach der Abgabe des R. oculomotorii ad musculus rectum oculi medialem (*orm*). Auf der

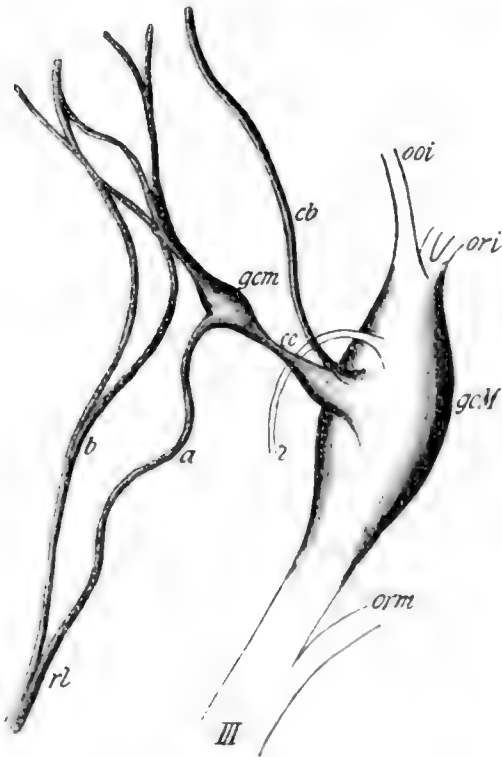


Fig. 7.

unteren, dem M. rectus oculi inferior zugekehrten Seite dieser Anschwellung kann man mehrere Nervenbündel entspringen sehen, welche sich zu dem erwähnten Muskel begeben. 2 Nerven (*ooi*), die vom distalen zugespitzten Ende des Ganglion entspringen, kann man bis zu dem M. obliquus oculi inferior verfolgen. Aus dem proximalen Ende geht nur der N. ciliaris crassus (*cc*) ab. Hervorzuheben ist eine konische Verdickung, mit welcher dieser Nerv seinen Ursprung aus dem Ganglion ciliare majus nimmt, weiterhin ein feiner Nerv (?), welcher sich in unmittelbarer Nähe dieser fortsatzartigen konischen Ver-

dickung des Ganglion ciliare majus zu dem letzteren begibt. Es ist mir nicht gelungen zu ermitteln, woher dieser Nerv kommt; ich konnte ihn nur bis zu jenem schwammartigen Venengeflecht verfolgen, welches sich in der Gegend der Fissura orbitalis superior findet. Es ist zu vermuten, daß er sympathischer Natur sei.

Auf der linken Seite (Fig. 7) zeigen sich wieder kleine Abweichungen, welche sich hauptsächlich auf die Radix longa des Ganglion ciliare minus und auf die peripheren Zweige des Ganglion ciliare majus beziehen. Nämlich diesmal teilt sich die lange Wurzel (*rl*) in zwei Aeste; der erste (*a*) begegnet dem N. ciliaris crassus (*cc*) an der unteren und lateralen Seite des N. opticus und

einerseits, wie sich der erwähnte Ast der Radix longa in ein Bündel feiner Nerven auflöst, die untereinander ein förmliches Netz bilden, und andererseits wie der N. ciliaris crassus an dieser Stelle eine Abknickung und zugleich eine anders gefärbte Anschwellung zeigt. Ich glaube berechtigt zu sein, auch ohne mikroskopische Untersuchung letztere als ein Ganglion zu betrachten, um so mehr, weil ich an derselben Stelle in der linken Augenhöhle

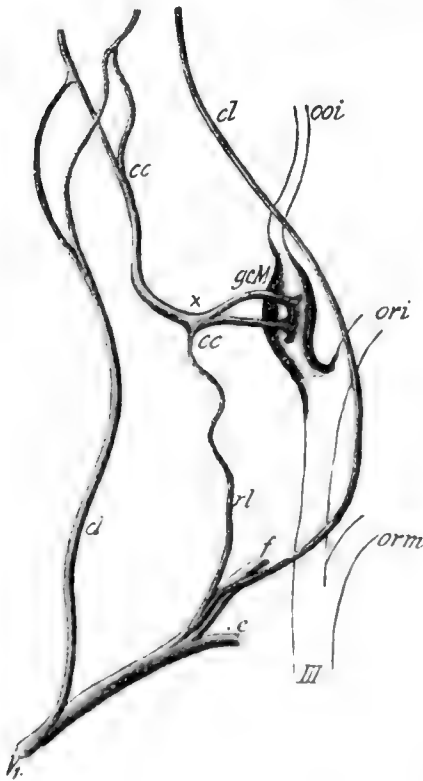


Fig. 9.

Ganglienzellen mikroskopisch nachweisen konnte. Von dieser Stelle gehen 2 Nerven zum Augapfel ab. Einer von ihnen anastomosiert mit dem 2. Ast der Radix longa (cl_1).

In der linken Augenhöhle desselben Tieres (Fig. 9) sieht man aus dem Ganglion ciliare majus (gcM) einen am Ursprung verdoppelten N. ciliaris crassus (cc), dagegen aber keinen N. ciliaris brevis. Der erstgenannte verbindet sich an der gewöhnlichen Stelle (\times), ohne eine makroskopisch sichtbare Aufquellung zu zeigen, mit der Radix longa. Die mikroskopischen Untersuchungen, die ich anstellte, haben trotz der schlechten Konservierung der Präparate doch die Spuren von Ganglienzellen gezeigt. In diesem Falle sind 2 Nervi

ciliares longi vorhanden. Einer von ihnen hat mit der Radix longa gemeinschaftlichen Ursprung, der zweite zweigt sich aber direkt von dem N. ophthalmicus ab und verbindet sich unmittelbar vor seinem Eintritt in den Augapfel mit den Zweigen des N. ciliaris crassus, ohne dabei eine Andeutung eines mikroskopisch oder makroskopisch nachweisbaren Ganglions sehen zu lassen.

6. **Felis catus domestica I** (Fig. 10). In der linken Augenhöhle ist das Ganglion ciliare majus (gcM) als eine ungewöhnlich große spindelförmige Aufquellung in dem Ramus oculomotorii ad musculus obliquum inferiorem (ooi) zu sehen. Zu dem Ganglion begibt sich kein Nerv, welcher an eine gesonderte Wurzel erinnert. Aus seinem proximalen Ende nimmt ein N. ciliaris brevis (cb) und ein N. ciliaris crassus (cc) den Ursprung. Der letztere verbindet sich mit 2 Ästen des N. nasociliaris, welche die

Radix longa darstellen. Die Verbindungen aber sind von keiner makroskopisch sichtbaren Verdickung begleitet. Mikroskopisch lassen sich an der dem Ganglion ciliare majus näher liegenden Verbindungsstelle (X) eine Menge von Ganglienzellen (Fig. 1 B) nachweisen. Sie liegen in zwei Gruppen, die miteinander durch eine Brücke von Ganglienzellen verbunden sind. Sie sind von verschiedener Größe, ihre Form ist kugelig, eine kernreiche Membran umkapselt jede Zelle. An der anderen Verbindungsstelle ist von Ganglienzellen nichts zu sehen. Aus dem N. nasociliaris (*nnc*) entspringen noch 2 Nn. ciliares longi (*cl*); einer anastomosiert unmittelbar vor seinem Eintritt in die Augenhöhle mit dem N. ciliaris brevis des Ganglion ciliare majus.

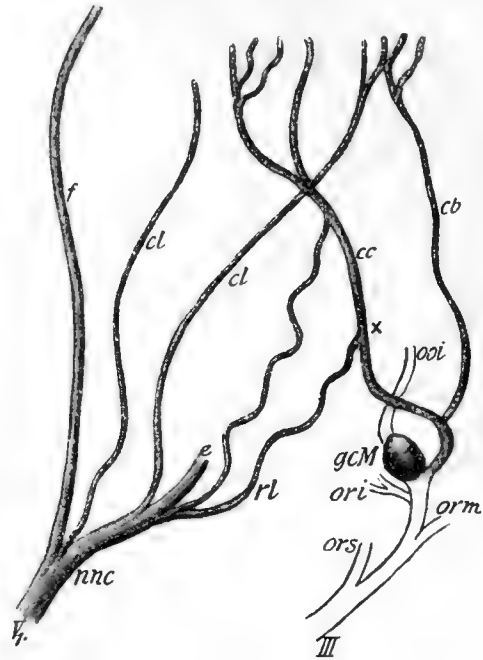


Fig. 10.

Auf der rechten Seite findet man vollkommen dasselbe Bild.

7. Felis cata domestica II weicht von dem vorher beschriebenen Falle sehr wenig ab. In der rechten Augenhöhle (Fig. 11) nimmt die Radix longa (*rl*) ihren Ursprung dort, wo sich der N. ophthalmicus (V_1) in den N. nasociliaris (*nnc*) und N. frontalis (*f*) teilt. Sie gibt zuerst eine feine Anastomose zu dem N. ciliaris longus ab, welcher sich aus dem N. nasociliaris abzweigt und erst dann verbindet sie sich an der gewöhnlichen Stelle, d. h. auf der unteren und lateralen Seite des N. opticus mit dem N. ciliaris crassus (*cc*). Auch in diesem Falle konnte man mikroskopisch an der Verbindungsstelle (*gcm*) Ganglienzellen nachweisen. Das Ganglion ciliare majus (*gcM*), seine peripheren Aeste und seine Lage zeigen keine Besonderheiten. Auch diesmal findet man keinen Nerv, der an eine kurze Wurzel erinnert.

Das Ciliarnervensystem auf der linken Seite (Fig. 12) zeigt fast dieselben Verhältnisse. Die Radix longa entspringt direkt aus dem N. ophthalmicus (V_1), teilt sich in 2 Aeste, von denen einer sich mit dem N. ciliaris brevis des Ganglion ciliare majus (*gcM*), der andere mit dem N. ciliaris crassus (*cc*) verbindet; diesmal aber kann man hier schon mit einer Lupe die Andeutung einer Anschwellung (*gcm*) bemerken. Das Ganglion ciliare majus (*gcM*),

in Bezug auf Größe, Form, Farbe, Mangel der Wurzeln und endlich seine peripheren Nerven bietet ganz gewöhnliche Verhältnisse dar.

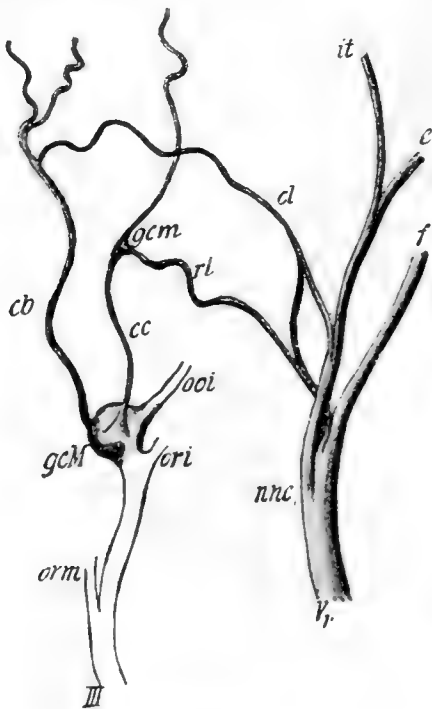


Fig. 11.

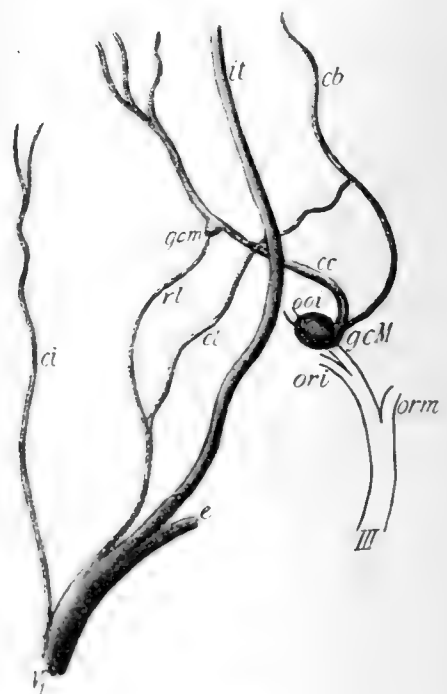


Fig. 12.

8. **Felis cata domestica III** zeigt in Bezug des Ciliarnervensystems nahezu dieselben Verhältnisse wie die erstbeschriebene Katze.

9. **Felis cata domestica IV.** Das Ganglion ciliare majus (*gcM*) an der rechten Seite (Fig. 13) ist konisch, breit, dick, ungewöhnlich groß und hat diesmal eine deutlich gesonderte kurze Wurzel, welche sich an jener Stelle vom Augenmuskelnerv abzweigt, wo dieser sich in den Ramus ad musculus rectum und obliquum inferiorem teilt. Aus dem Ganglion entspringt ein N. ciliaris brevis (*cb*) und ein N. ciliaris crassus (*cc*). Letzterer nimmt im Anfang seinen gewöhnlichen Verlauf, quillt aber nach dem Eintritt in den Hohlkegel des M. retractor bulbi zu einer mäßig großen, spindelförmigen Verdickung auf (*gca*), welche genau unter dem Sehnerv liegt. Aus dieser Anschwellung, die auf den ersten Blick sich als ein Ganglion erweist, gehen 4 Nerven ab, von denen erscheint einer wie die Fortsetzung des N. ciliaris crassus. Schon mit einer gewöhnlichen Lupe kann man sich überzeugen, daß der letztere aus zwei Teilen besteht: einer stellt die Fortsetzung des dicken Ciliarnerven dar, der andere aber, welcher sich dem ersten nur anlagert, einen sich T-förmig teilenden Ast

einer Portion der Radix longa. Letztere entspringt mit 2 Schenkeln; der eine tritt direkt aus dem N. ophthalmicus in der unmittelbaren Nähe des Ganglion semilunare aus, der andere aber verläuft eine Zeitlang mit dem N. ciliaris longus. Nach dem Eintritt der einheitlichen Radix longa in den Hohlkegel des M. retractor bulbi teilt sie sich wieder in 2 Aeste, welche beide zu jener oben erwähnten Fortsetzung des N. ciliaris crassus verlaufen. Einer von diesen 2 Aesten der Radix longa und zwar derjenige (*rr*) welcher zuerst, d. h. mehr zentralwärts den N. ciliaris crassus findet, teilt sich an der Stelle der Begegnung T-förmig in 2 feine Nerven; beide lagern sich an die Fortsetzung des N. ciliaris crassus an, aber jeder schlägt eine andere Richtung ein, der eine zentral-, der andere peripherwärts. Dieser letztere samt dem N. ciliaris crassus begegnet nach einem kurzen Verlauf der zweiten Portion der langen Wurzel und verbindet sich mit ihr unter Bildung eines kleinen Ganglions. Dieses Ganglion (*gcm*) liegt auf der lateralen und unteren Seite des Sehnerven. Das in der Abbildung mit *gcm* bezeichnete Ganglion muß als Ganglion ciliare minus angesehen werden, während das mit *gca* bezeichnete Ganglion wahrscheinlich einen abgespalteten Anteil vom Ganglion ciliare majus oder von letzterem und vom Ganglion ciliare minus darstellt. Die Nn. ciliares breves aller drei Anschwellungen bilden ein Nervennetz. In diesem Netze konnte ich trotz sorgfältiger Untersuchung keine Anschwellung bemerken, und nachdem ich bei anderen Präparaten in solchen Netzen auch mikroskopisch keine Ganglienzellen nachweisen konnte, so glaube ich berechtigt zu sein, dieses Netz nur als ein Mittel zum günstigeren Verteilen der dem Augapfel zugeführten Nervenfasern zu betrachten. Eine innigere und starke Verbindung des N. sympathicus (*s*) mit dem N. ophthalmicus im Sinus cavernosus ist besonders hervorzuheben.

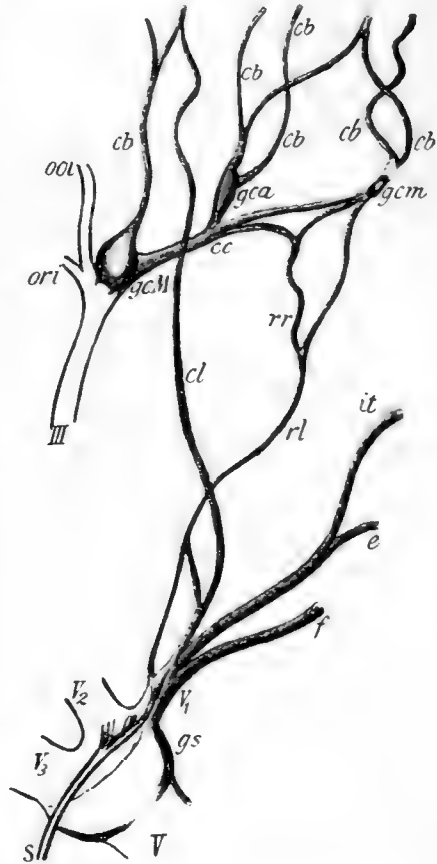


Fig. 13.

10. *Canis vulpes* (Fig. 14). Rechts konnte, wahrscheinlich infolge eines Präparationsfehlers, keine direkte Verbindung zwischen dem N. oculomotorius und N. ophthalmicus nachgewiesen werden. Aber statt dieser sieht man einen feinen Nerv (*rl*) aus dem zweiten Ast des Trigeminus sich abzweigen und man kann ihn bis zum Ganglion ciliare majus verfolgen. Das Ganglion selbst ist mäßig groß, rund, rötlich-grau und liegt auf dem R. oculomotorii ad musculum obliquum inferiorem (*ooi*). Aus ihm entspringen 2 Nerven, ein N. ciliaris brevis (*cb*) und ein dickerer N. ciliaris crassus (*cc*).

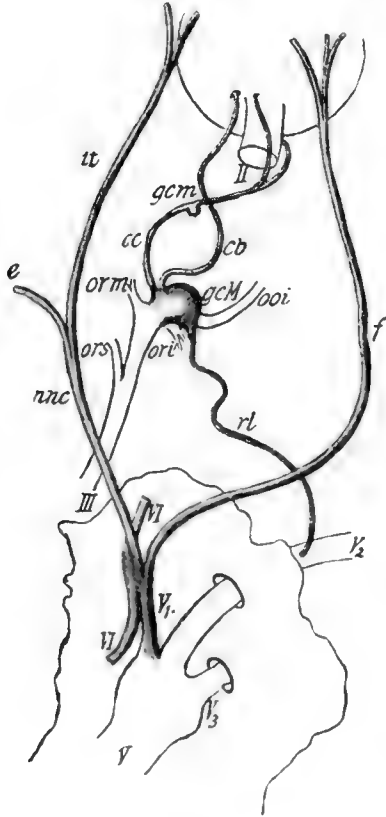


Fig. 14.

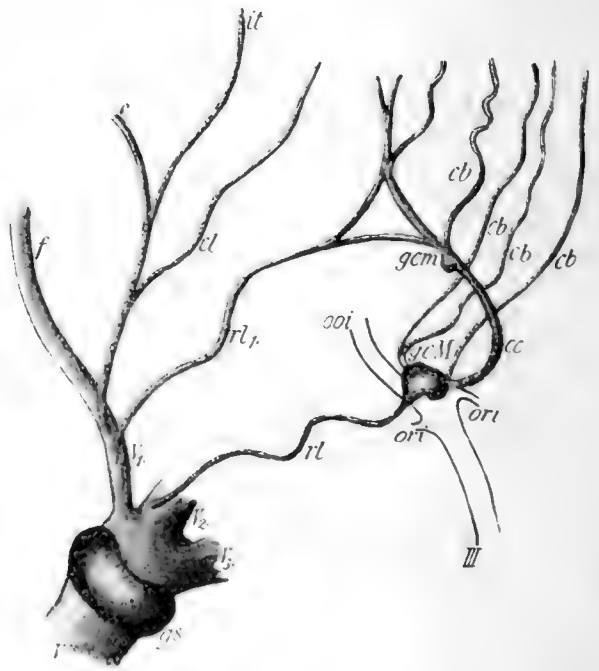


Fig. 15.

Makroskopisch ist keine Verbindung des letzteren mit irgendwelchem Nerv zu sehen, wohl aber eine randständige Anschwellung (*gcm*) von gangliöser Natur, welche auf der unteren Seite des N. opticus liegt und welche meiner Ansicht nach das Ganglion ciliare minus darstellt. Vor dieser Anschwellung teilt sich der N. ciliaris crassus in 2 feine Nerven, welche sich direkt zu dem Augapfel begeben.

Auf der linken Seite (Fig. 15) sind die Verhältnisse ein wenig anders gestaltet; nämlich aus dem Ganglion ciliare majus entspringen noch 2 Nn. ciliares breves und es ist auch eine Anastomose zwischen dem N. ophthalmicus und dem N. ciliaris crassus

vorhanden. Diese Anastomose (rl_1), welche teilweise die Radix longa darstellt, zerfällt in 2 Äste, von denen sich einer mit dem N. ciliaris crassus erst in der Nähe des Augapfels verbindet und so anscheinend nur die Nervenfasern eines gewöhnlichen N. ciliaris longus führt, während der andere den N. ciliaris crassus viel weiter zentralwärts trifft und sich mit ihm in unmittelbarer Nähe einer randständigen Verdickung verbindet, welche der Lage nach jener der rechten Seite vollkommen entspricht. Dieser Befund befestigt mich in der Ueberzeugung, daß diese Anschwellung rechts wie links das Ganglion ciliare minus sei. Es ist noch ein feiner Nerv zu erwähnen, welcher sich vom zweiten Ast des N. trigeminus zu dem Ganglion ciliare begibt, vollkommen gleich wie auf der rechten Seite.

11. *Canis familiaris* I (Fig. 16) wurde auf beiden Seiten präpariert. Die Befunde in der rechten Augenhöhle stimmen nicht vollkommen mit den übrigen überein. Auf dem R. oculomotorii

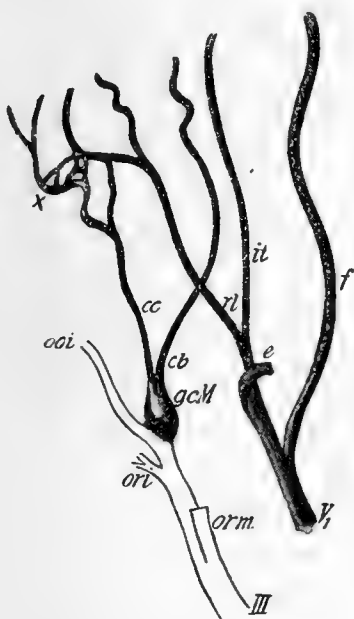


Fig. 16.

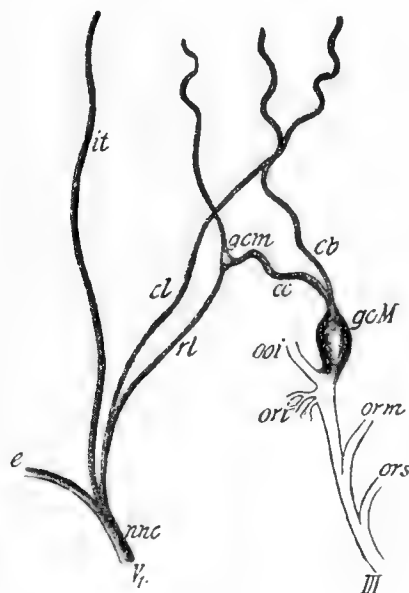


Fig. 17.

ad musculus obliquus inferiorem (*oor*) liegt das Ganglion ciliare majus (*gcM*) als grauweiße Anschwellung. Aus ihm nehmen 2 Nerven ihren Ursprung. Einer ist der N. ciliaris brevis (*cb*) und der andere der N. ciliaris crassus (*cc*). Dieser letztere verbindet sich mit einem Aste des N. nasociliaris (*rl*). Dieser Ast teilt sich erst in der unmittelbaren Nähe des Augapfels in 2 feinere Nerven, von denen einer, N. ciliaris longus, direkt in den Augapfel hineindringt, während der andere, die eigentliche Radix longa, durch

mehrfache Anastomosen mit dem N. ciliaris crassus sich netzförmig verbindet. Daß ein Ganglion durch ein Nervengeflecht ersetzt werden kann, ist wohl bekannt. Und ich glaube berechtigt zu sein, in diesem Netze hier das Ganglion ciliare minus (X) zu sehen, trotz der etwas ungewöhnlichen Lage. Ich bin gewöhnt, die Verbindung der Radix longa mit dem N. ciliaris crassus mehr zentralwärts zu finden, nämlich an der Grenze zwischen dem mittleren und distalen Drittel des N. opticus, auf der lateralen und unteren Seite desselben. Diesmal ist sie viel mehr nach vorn vorgerückt. Die mikroskopische Untersuchung dieser netzförmigen Verbindung hat an den kleinen Knotenpunkten Ganglienzellengruppen gezeigt.

Die linke Hälfte (Fig. 17) nähert sich wieder unserem idealisierten Bilde. Die Radix longa (*rl*) findet an der gewöhnlichen Stelle den N. ciliaris crassus (*cc*), verbindet sich mit ihm unter Andeutung einer Anschwellung (*gcm*), welche, wie die spätere mikroskopische Untersuchung bestätigte, Ganglienzellen enthält.

12. **Canis familiaris II** zeigt mit seinem Ciliarnervensystem die einfachsten Verhältnisse. Auf der rechten Seite (Fig. 18) findet man folgendes: Das Ganglion ciliare majus, welches groß und

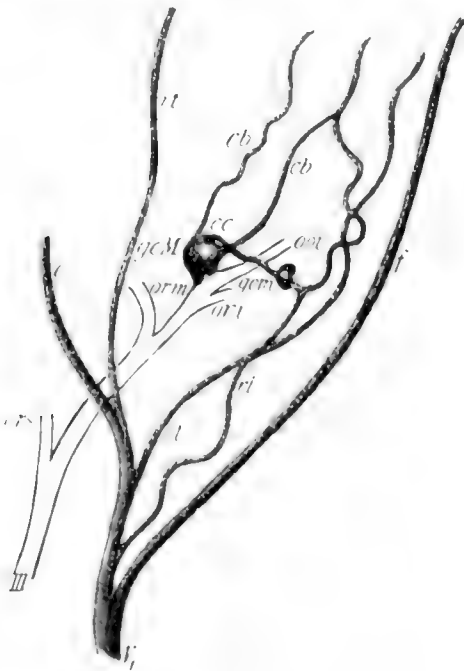


Fig. 18.

birnförmig ist, liegt auf dem R. oculomotorii ad musculus obliquum inferiorem (*ooi*) mit einer kurzen und breiten, aber deutlich gesonderten Wurzel. Aus ihm nehmen 2 Nn. ciliares breves (*cb*) und ein N. ciliaris crassus (*cc*) ihren Ursprung. Der letztere verbindet sich an der gewöhnlichen Stelle mit der Radix longa (*rl*), welche diesmal aus dem N. ophthalmicus direkt entspringt. Die Verbindung geschieht unter Bildung einer gangliösen Anschwellung (*gcm*). Bei diesem Präparat ist diese Anschwellung, das Ganglion ciliare minus, besonders groß und von sehr unregelmäßiger Form; es gibt

2 Nn. ciliares breves ab (in der Fig. 18 nur einer gezeichnet), von denen einer mit dem N. ciliaris brevis des Ganglion ciliare majus anastomosiert. Ein N. ciliaris longus ist auch vorhanden und begibt sich, ohne eine Verbindung einzugehen, zu dem Augapfel.

An der linken Seite findet man die Verhältnisse vollkommen gleich, nur mit dem Unterschied, daß aus dem Ganglion ciliare majus 3 Nn. ciliares breves entspringen. Auch diesmal wurde das Ganglion ciliare minus der mikroskopischen Untersuchung unterworfen, welche kleine und große Ganglienzellen erkennen ließ.

Aus den oben beschriebenen Befunden kann man folgende Schlüsse ziehen:

1) Im Ciliarnervensystem einiger Carnivoren kommen als regelmäßige Bestandteile zwei Nervenknotten vor: ein G. ciliare majus und ein G. ciliare minus. Daß ebenso beim Menschen und anderen Säugetieren häufig 2 Ganglia ciliaria sich finden, geht aus der ziemlich umfangreichen Literatur hervor. Doch diese Verdoppelung oder Vermehrung des Ganglion ciliare, mag sie nun mikroskopisch oder makroskopisch sichtbar sein, wird von den meisten als Varietät aufgefaßt, welche durch Trennung kleinerer Gruppen von Ganglienzellen von dem G. ciliare zustande gekommen ist (SVITZER 22, FAESEBECK 6, ADAMÜCK 1, ARNOLD 3, W. KRAUSE 13, 14, 15, GÜNZ 8, SCHWALBE 21, BUDGE 4, MUCK 16, SZÁKALL 23, HOLTZMANN 10, RECHE 20, HENLE 9). In neuerer Zeit sind einige Autoren der Meinung, daß regelmäßig mehrere Ganglien im Ciliarnervensystem gewisser Wirbel- und speziell der Säugetiere zu finden sind. So beschreibt BUMM (5) bei der Katze 2 Nervenknotten, die den Ganglien der von mir untersuchten Carnivoren vollkommen entsprechen; er findet in denselben 2 Typen von Ganglienzellen und seine experimentellen Untersuchungen haben ergeben, daß sich die beiden Ganglien funktionell vollkommen gleich verhalten. PESCHEL (19) findet ebenfalls mehrere Ganglien in der Augenhöhle von 3 untersuchten Kaninchen, „und die Totalzahl der Ganglien war 85 (!), das G. c. inbegriffen“. In dieser großen Zahl der Ganglien unterscheidet er doch eigentlich nur 4 Gruppen: eine, welche dem N. oculomotorius angehört, die zweite stellt das oberste, letzte Sympathicus-Ganglion dar, die dritte ist ein abgelöster Teil des G. semilunare und die vierte ein dem N. abducens angehöriger Nervenknotten. ONODI (18) findet durch seine Untersuchungen an Haien, Knochenfischen und Säugetieren nebst dem Ganglion oculomotorii (ciliare) ein zweites außerhalb der Bahn des N. oculomotorius gelegenes und ein dickes Ganglion ophthalmicum profundum. In diesen Ganglien erkennt ONODI „die ursprünglichste makroskopische Form des Kopfsympathicus bei den Selachiern und

daher bei den Vertebraten“ (17). JEGEROW (12) kommt zu zwei Resultaten, welche ein besonderes Interesse für meine Untersuchung haben. Nämlich daß man bei verschiedenen Tieren sehr oft neben dem Hauptganglion überzählige Ganglien findet, und daß an der Vereinigungsstelle der Oculomotoriusfasern mit dem ersten Trigeminusaste beinahe regelmäßig Ganglienzellen angetroffen werden, welche entweder zwischen den Nervenfasern gelagert sind oder gesonderte Gebilde darstellen.

GALLEMAERTS (7) findet beim Menschen je eine Gruppe von Ganglienzellen in der Radix longa und brevis eingeschlossen. Er sagt: „Il résulte donc de ces faits que les cellules nerveuses ganglionnaires ne se trouvent pas uniquement condensées dans le ganglion ciliaire, qu'elles se trouvent réparties le long des filets nerveux qui entrent dans ce ganglion ou qui en sortent, et qu'il existe chez l'homme des ganglions ophthalmiques accessoires.“ Und indem der Verfasser einen Blick auf die bekannten Varietäten von den überzähligen Ciliarganglien bei verschiedenen Wirbeltieren wirft, setzte er weiterhin noch folgendes hinzu: „Les ganglions ciliaires accessoires ne constituent pas une anomalie dans la série des vertèbres; il est même probable que, si on les rechercherait avec autant de soin que je l'ai fait pour l'homme, on les découvrirait dans un plus grand nombre de cas.“

2) Die beiden Ganglien liegen an bestimmten Stellen und haben bestimmte Wurzeln.

3) Das Ganglion ciliare majus steht in sehr inniger Beziehung mit dem N. oculomotorius. Diese Tatsache hat manche Anatomen auf den Gedanken geführt, daß das G. ciliare (d. h. G. ciliare majus) dem N. oculomotorius angehört. Vor allem muß ich hier SCHWALBE (21) erwähnen, welcher in seiner ausgedehnten und umfangreichen Abhandlung versucht hat, die Angehörigkeit dieses Ganglions zum N. oculomotorius zu beweisen. Nebst SCHWALBE haben auch mehrere andere Autoren entweder von dem entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte (MARSHALL¹⁾) oder von dem der makroskopischen Anatomie (ADAMÜCK 1, BUDGE 4, ANTONELLI 2) die Meinung von der Zugehörigkeit des G. ciliare zum Oculomotorius öfters ausgedrückt.

4) Das G. ciliare minus scheint abhängig zu sein von gewissen Nervenbündeln, welche die Radix

1) MARSHALL, The development of the cranial nerves in the chick. Quart. Journ. of Microsc. Science (zit. nach SCHWALBE 21).

longa führt. Dieser Schluß geht aus der Tatsache hervor, daß sich das G. ciliare minus dort findet, wo sich die Radix longa oder ein Teil von ihr mit dem N. ciliaris crassus verbindet.

5) In der Radix longa lassen sich drei Arten von Nervenfaserbündeln unterscheiden. Eine Art von diesen verhält sich wie die Nervenfaserbündel der Nn. ciliares longi, die andere scheint in gewissen Beziehungen zu dem G. ciliare minus, die dritte endlich zu dem G. ciliare majus zu stehen. Was die dritte Art der in der Radix longa verlaufenden Nervenfaserbündel anbelangt, so scheint es, daß sie identisch ist mit jenem Nerv, welchen HYRTL (11) als Radix recurrens des Menschen beschrieben hat.

In die weitere Deutung der gefundenen Tatsachen lasse ich mich vorläufig nicht ein, weil ich meine Untersuchungen noch nicht für abgeschlossen halte.

Am Ende fühle ich mich verpflichtet, dem Herrn Prof. Dr. F. MAURER in Jena für die Gastfreundschaft die er mir in dem schön eingerichteten Anatomischen Institut der Jenensischen Universität gewährt hat und dem Herrn Privatdozenten Dr. S. v. SCHUMACHER in Wien für seine geschätzten Ratschläge, die mir viel geholfen haben, meinen innigsten Dank auszusprechen.

Wien 1906.

Literaturverzeichnis.

- 1) ADAMÜCK, Zur Physiologie des Nervus oculomotorius. Centralblatt f. d. medic. Wissenschaften, 1870, No. 12.
- 2) ANTONELLI, Contributo allo studio del significato morfologico e della morfologia del ganglio ciliare. Giorn. della Associazione dei Naturalisti e Medici di Napoli 1890 (zit. nach GALLEMAERTS 7).
- 3) ARNOLD, Der Kopfteil des vegetativen Nervensystems beim Menschen, Heidelberg u. Leipzig 1831.
- 4) BUDGE, JULIUS, Ueber die Bewegung der Iris, Braunschweig 1885.
- 5) BUMM, A., Ueber die Atrophiewirkung der Durchschneidung der Ciliarnerven auf das Ganglion ciliare. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, Bd. XVI, 1900, H. 1 (zit. nach Jahresberichte der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 1901).

- 6) FAESEBECK, Neurologische Bemerkungen. MÜLLERS Arch. f. Anat. u. Phys., 1839.
 - 7) GALLEMAERTS, D. E., Sur les ganglions ophthalmiques accessoires. Bulletin de l'Académie Royal de Médecine de Belgique, 4. Série, T. XIII, Année 1899, Bruxelles.
 - 8) GÜNZ, Hippocratis de humoribus purgandis libris etc., Lips. 1745 (nach HENLE 9).
 - 9) HENLE, Handbuch der Nervenlehre des Menschen, 2. Aufl., 1879.
 - 10) HOLTZMANN, Untersuchungen über Ciliarganglion und Ciliarnerven. Morphologische Arbeiten, herausgeg. von G. SCHWALBE, Bd. VI, 1896.
 - 11) HYRTL, Berichtigungen über das Ciliarsystem des menschlichen Auges. Medizinische Jahrbücher des kaiserl. königl. österreichischen Staates, XIX (N. F.), 1839.
 - 12) JEGEROW, Recherches anatomo-physiologiques sur le ganglion ophthalmique. Archives slaves de Biologie, T. II, Fasc. 3, p. 376—400; T. III, Fasc. 1, p. 50—120; T. III Fasc. 3, p. 322—346 (zit. nach Jahresberichte f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, 1887).
 - 13) KRAUSE, W., Ueber die Doppelnatur des Ganglion ciliare. GEGENBAUR, Morphologisches Jahrbuch, Bd. VII, 1882.
 - 14) — Handbuch der menschlichen Anatomie, 3. Aufl., Bd. II u. III, Hannover 1880.
 - 15) — und TEILGMANN, J., Die Nervenvarietäten beim Menschen, Leipzig 1868.
 - 16) MUCK, Dissertatio anatomica de ganglio ophthalmico et nervis ciliaribus animalium. Landshuti 1815 (zit. nach SCHWALBE 20).
 - 17) ONODI, A., Das Ganglion ciliare. Anatom. Anzeiger, Bd. XIX, No. 5/6, 1901.
 - 18) — Neurologische Mitteilungen. Verhandl. d. Berliner physiol. Gesellsch., Archiv f. Anat. u. Phys., Phys. Abt., 1887 (nach Jahresberichte für Anat. u. Entwicklungsgesch.).
 - 19) PESCHEL, MAX, in Turin, Ueber das Orbitalnervensystem des Kaninchens mit spezieller Berücksichtigung der Ciliarnerven. GRAEFES Archiv f. Ophthalmologie, Bd. XXXIX, 1893.
 - 20) RECHE, ADOLF, Ueber die Beziehung des Nervus oculomotorius und sympathicus zum Ganglion ciliare. Inaugural-Dissertation Greifswald, 1885.
 - 21) SCHWALBE, G., Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XIII, N. F. Bd. VI, 1879.
 - 22) SVITZER, ERICK, Bericht von einigen nicht häufig vorkommenden und einigen noch nicht beobachteten Variationen der Verzweigung der Augennerven und ihrer Verbindung miteinander, Kopenhagen 1845.
 - 23) SZAKALL, Ueber das Ganglion ciliare bei unseren Haustieren. Archiv f. wissensch. u. prakt. Tierheilkunde, Bd. XXVIII, 1902.
-

Die Entstehung der Munddrüsen und der Zahnleiste der Anuren.

Von

Dr. Reinhard Oeder.

Hierzu Tafel XXIV u. XXV und 14 Figuren im Text.

Der Ausgangspunkt meiner Untersuchungen war die Frage, ob bei Kröten, die keine Zähne haben, zu irgend einer Zeit Anlagen der Zähne oder Zahnleiste sich nachweisen lassen. Man hat bei Reptilien und Säugetieren so oft an zahnlosen Formen in embryonalen Stadien Zahnanlagen oder Reste der Zahnleiste gefunden, daß es nicht aussichtslos schien, auch bei den zahnlosen Batrachiern, die ja offenbar von zahntragenden Formen abstammen, nach rudimentären Zahnanlagen zu suchen. Ich wählte als Untersuchungsobjekt die gemeine Kröte (*Bufo vulgaris*). Zum Vergleich mußte ich die Entstehung der Zähne bei den Fröschen verfolgen, um genau zu wissen, in welcher Form und zu welcher Zeit das Auftreten der Zahnleiste und der Zahnanlagen zu erwarten ist. Auf diesem Wege gelang es mir, bei der Kröte die Reste der Zahnleiste aufzufinden; ebenso konnte ich beim Frosch einige Beobachtungen machen, welche die Untersuchungen früherer Autoren ergänzen.

Sodann ergaben sich auf den Schnitten sehr klare Bilder der Entstehung der Drüsen der Mundhöhle. Ich gebe deshalb eine Beschreibung der Bildung der Intermaxillardrüse und der Rachen-drüse. Letztere setzt sich in die Choane fort. Folglich mußte ich auch der Umbildung der Choane während der Metamorphose einige Aufmerksamkeit schenken, was auch zu neuen Beobachtungen führte.

Material und Methode. Aus dem Laich der Kröte (*Bufo vulgaris*) und des Frosches (*Rana fusca*) züchtete ich im Aquarium die verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Entwicklung dieser Tiere nimmt in der freien Natur einen auffallend rascheren Verlauf als in der Gefangenschaft, weshalb ich, um eine Kontrolle für die Richtigkeit meiner Beobachtungen zu haben, die wichtigsten Stadien auch freilebend einfing. Die Objekte wurden teils in Sublimat-Alkohol, teils in 10 Proz. Formollösung oder in FLEMMINGSchen

Gemisch fixiert. Zur Entkalkung der Tiere, die in 10 Proz. Formol oder in Sublimat fixiert waren, verwandte ich bei den jugendlichen Exemplaren salzsauren Alkohol, bei ausgebildeten Tieren schweflige Säure. Das Material wurde durch die Alkoholreihe in aufsteigender Konzentration geführt und in Paraffin eingebettet. Die Schnitt-richtung war für die Untersuchung der Embryologie der Drüsen sagittal, wodurch die Orientierung sehr erleichtert wird. Für die Untersuchung über die Zähne wurden von allen Stadien Quer- und Längsschnitte angefertigt, da letztere in den medialen Teilen die Querschnittbilder der lateralen Partien der Kiefer ergänzen. Zur Färbung in toto nahm ich Boraxkarmin, meist jedoch wurde Schnittfärbung angewandt mit Hämatoxylin als Kern- und Eosin als Plasmafarbstoff. Durch die Färbung mit Ammoniumrubinpikrat gelang es auch, die ersten Spuren der Differenzierung in den Zahnanlagen nachzuweisen: die Zahnbeingrunds substanz zeigte eine hochrote Färbung im Gegensatz zu dem Bindegewebe, welches blaurot gefärbt wurde.

Ich gehe zuerst auf die Entwicklung der Drüsen ein und gebe im zweiten Teil meine Befunde über die Entstehung der Zahnleiste und das Auftreten der Zähne beim Frosch, sowie die Beschreibung der Zahnleiste bei der Kröte ¹⁾.

Intermaxillardrüse.

Historisches über die Intermaxillardrüse.

Ueber die Zwischenkieferdrüse (*Glandula intermaxillaris*) der Anuren liegen zahlreiche Berichte vor. Zuerst erwähnt LEYDIG (1853) dieselbe beim Frosch. Er sagt darüber: „Wie ich sehe, besitzen auch die Batrachier eine entwickelte Drüse, die in diese Kategorie gehört, und von niemandem bisher beobachtet zu sein scheint. Ich kenne sie beim Frosch und Landsalamander als unpaaren gelblichen oder weißlichen Körper, der an der Schnauzenspitze in der Vertiefung zwischen den Nasenhöhlen unmittelbar unter der Haut liegt. Bei weiteren Untersuchungen sieht man, daß sie aus längeren Drüsenschläuchen besteht, die gewunden und innen von einem Cylinderepithel überzogen sind. Die Zellen des Epithels messen bis 0,0120“ in der Länge, haben außer ihrem rundlichen Kern einen sehr feinkörnigen blassen Inhalt und sind so zart, daß sie auf Wasserzusatz zu Grunde gehen und nur der

1) Ueber einen Teil meiner Ergebnisse habe ich im Zoologischen Anzeiger, Bd. XXIX, 1905, zwei Mitteilungen veröffentlicht: Die Zahnleiste der Kröte, p. 536; Die Intermaxillardrüse der Kröte, p. 538.

Kern sich erhält. Die Drüse mündet mit zahlreichen Gängen, die, wie ich einmal gesehen zu haben glaube, flimmern, vor den Gaumenzähnen in die Mundhöhle.“ Eine genaue Beschreibung der Drüse verdanken wir WIEDERSHEIM (1876), der in seiner Arbeit „Die Kopfdrüsen der Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren“ letztere bei *Rana esculenta* untersucht hat. — Eine Schilderung der Lage der Intermaxillardrüse gibt REICHEL (1882) in seinem „Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere“ in Anlehnung an WIEDERSHEIM folgendermaßen: „Die Drüse breitet sich wesentlich vor der vorderen knorpeligen Nasenhöhlenwand aus, da, wo deren obere Wand mit nach vorn gerichteter Konvexität in die untere übergeht, und nimmt hier die ganze Schnauzengegend mit ihren Schläuchen ein. Dieselben liegen dicht unter der Haut, von den zahlreichen Hautdrüsen durch eine dichte Bindegewebsschicht geschieden. Hinter der vorderen Nasenhöhlenwand teilt sich die Drüse in 3 Lappen. Die beiden seitlichen Partien ziehen unter dem Oberkieferknochen eine Strecke weit nach hinten und schicken durch lange, feine dicht unter der unteren knorpeligen Nasenhöhlenwand liegende, medianwärts verlaufende Gänge ihr Sekret dem mittleren Hauptlappen zu, der in der rinnenartigen Aushöhlung des Septum narium unmittelbar über die Gaumenschleimhaut rückwärts läuft und mit einer Anzahl von Ausführungsgängen in einer nach hinten konvexen Linie ein Stück vor den Choanen ausmündet.“

Ueber die Intermaxillardrüse der Kröten, besonders der von mir untersuchten *Bufo vulgaris* finde ich außer bei WIEDERSHEIM und BORN keine Aufzeichnungen. WIEDERSHEIM gibt in seiner oben erwähnten Arbeit als passende Ergänzung seiner Beschreibung der Zwischenkieferdrüse beim Frosch eine Abbildung dieser Drüse bei *Bufo viridis*, ohne derselben weiter seine Aufmerksamkeit geschenkt zu haben. So scheint ihm die Anordnung der Ausführungsgänge bei *Bufo* entgangen zu sein. Auch BORN (1876) ergänzt nur WIEDERSHEIMS Beobachtungen über die Lage und Ausbreitung der Drüse.

Die Embryologie der Intermaxillardrüse scheint überhaupt vernachlässigt zu sein; wenigstens konnte ich in der Literatur keine Beschreibung der Entstehung der Drüse finden. Im Folgenden will ich daher die Befunde über die Entwicklung der Intermaxillardrüse, die ich bei *Rana fusca* und *Bufo vulgaris* verfolgt habe, mitteilen. Da die Drüse bei den gewählten Objekten Unterschiede zeigt, soll die Beschreibung getrennt geschehen.

Die Entwicklung der Intermaxillardrüse.

Bufo vulgaris, Kröte.

Die erste deutliche Anlage der Intermaxillardrüse bei *Bufo* zeigt sich bei einer Larve mit gut entwickelten hinteren Extremitäten und langem Schwanz; die Vorderbeine sind noch nicht sichtbar; auch hat die Umbildung der Larvenorgane noch nicht begonnen. Die ersten Anzeichen für die Entstehung der Drüse sehe ich in einer begrenzten, gleichmäßigen Verdickung des Epithels der Schleimhaut des Munddaches. Ebenda läßt sich eine Anhäufung von Bindegewebelementen erkennen. Die Epithelverdickung läßt sich als querer Streifen von geringer Breite von Choane zu Choane verfolgen und ist in der Mitte eine kurze Strecke unterbrochen. Zur genaueren Orientierung über die Lage des Ursprungs der Drüse erwähne ich, daß dicht hinter der Stelle, wo die vordere aufsteigende Wand der Mundhöhle in das Dach derselben umbiegt, eine vorspringende Schleimhautfalte sich zeigt, die in der Medianebene am größten ist, nach den Seiten hin allmählich verstreicht und in der Gegend der Choane verschwindet. Hinter dieser Falte entwickelt sich die Intermaxillardrüse. An dem vorderen Ende der eben beschriebenen verdickten Schleimhautstelle zeigen die Zellen eine erhöhte Zunahme, die auf den Sagittalschnitten die Gestalt eines soliden Zapfens hat, der in der Richtung nach vorn und oben vordringt. Diese zapfenartige Verdickung läßt sich auf den Schnitten jederseits der Mitte bis zur Choane verfolgen, so daß sie besser den Namen einer Leiste verdient. Man sieht in diesem Stadium deutlich, daß die Drüsenanlage paarig erfolgt, denn die Sagittalschnitte, die durch die Mitte geführt sind, zeigen keine Anlage (Taf. XXIV, Fig. 1). Gleichzeitig buchtet sich die benachbarte Mundschleimhaut in derselben Richtung rinnenartig ein, so daß sich der solide Zapfen über der tiefsten Stelle der Einsenkung befindet. Geht man in der Sagittalschnittserie von der Medianebene lateralwärts, so beginnt die Einbuchtung zu beiden Seiten der Mitte flach und nimmt an Tiefe und Ausdehnung bis zum Anfang der Choane zu, wo sie verschwindet (Taf. XXIV, Fig. 3).

Ein wenig älteres Stadium gibt dieselben Bilder, wie das soeben beschriebene; nur ist die Drüsenanlage etwas weiter entwickelt. Die Epithelleiste, die sich jederseits der Mitte auf den Schnitten als solider Zapfen zeigt, hat sich bedeutend vergrößert und läßt an zwei Stellen ein stärkeres Wachstum erkennen, näm-

lich an ihrem medialen und lateralen Teile. Der eine medial gelegene Epithelzapfen hat seine Wachstumsrichtung wesentlich nach vorn und medial. Von ihm stammen die ersten Drüsenfollikel ab, die der Schnitt nahe der Medianebene zeigt (Taf. XXIV, Fig. 2). Die zweite Epitheleinsenkung, die man vor dem medialen Rande der Choanenspalte am lateralen Ende der Leiste bemerkt, läßt sich auf weiter seitlich gelegenen Schnitten verfolgen und endet in Drüsenläppchen, die in apikaler und seitlicher Richtung das Bindegewebe durchsetzen (Taf. XXIV, Fig. 4). Fast gleichzeitig mit diesen beiden Einsenkungen, die späteren Drüsenlappen und ihren Ausführungsgängen entsprechen, läßt sich an der Leiste zwischen beiden eine dritte Erhebung, die Anlage eines dritten Lappens und Ausführungsganges der Intermaxillardrüse wahrnehmen. Ueber die Wachstumsrichtung dieser letzten Einsenkung geben erst spätere Entwicklungsstadien Aufklärung. Dieselbe nimmt einen genau sagittalen Verlauf.

In einem Stadium, wo die vorderen Extremitäten schon durchgebrochen, die Larvenorgane größtenteils geschwunden und nur noch die dicke Larvengestalt und ein langer Schwanz vorhanden sind, finden wir die Drüse am Abschluß ihrer embryonalen Entwicklung. Da dieselbe in diesem Stadium ein übersichtlicheres und einfacheres Bild als beim erwachsenen Tier gewährt, so möchte ich darauf etwas näher eingehen. Die Drüse zeigt jederseits 3 Ausführungsgänge, an die sich die kleinen Drüsenfollikel anschließen.

Wenn man in diesem Stadium auf der Sagittalschnittserie von der Mitte her (die sich durch die knorpelige Nasenscheidewand kennzeichnet) seitwärts geht, so bemerkt man in der Medianebene selbst zahlreiche Follikel vor dem vorderen Rande der Nasenscheidewand. Diese Follikel gehören der beiderseitigen Drüsenanlage an und vermischen sich von beiden Seiten her, was schon daraus hervorgeht, daß die Follikel auf den nächsten Schnitten an Zahl bedeutend geringer sind.

Auf der Sagittalserie seitlich fortschreitend, sehen wir die Follikel von der vorderen auf die untere Seite der knorpeligen Nasenkapsel übertreten, wo sie sich schließlich zum Ausführungsgang vereinigen, welcher dem vorhin erwähnten medialen Epithelzapfen entspricht. Auf den seitlich folgenden Schnitten treffen wir auf den zuletzt angelegten und daher noch wenig entwickelten mittleren Lappen, dessen Ausführungsgang auf den Sagittalschnitten in seiner ganzen Länge getroffen wird, da er sich, wie

schon oben erwähnt wurde, parallel der Medianebene hinzieht. Seine Verzweigung ist noch gering. Er dringt im Bogen um die konvexe Nasenkapsel bis zur vorderen Seite derselben vor, so daß seine Endschläuche den Drüsenläppchen der beiden anderen Anlagen aufliegen, vor allem den Follikeln, die vom dritten lateralen Lappen abstammen, dessen Ausführungsgang dicht neben den mittleren mündet und dessen Verlauf und Verzweigung wesentlich seitlich gerichtet ist, wie schon oben gesagt wurde. Die als Leiste beschriebene Epithelverdickung, von der die Drüsenlappen ihren Ursprung nehmen, ist noch deutlich zwischen den noch soliden 3 Ausführungsgängen zu sehen. Dagegen ist die früher erwähnte rinnenartige Einbuchtung der Schleimhaut (Taf. XXIV, Fig. 3) jetzt scheinbar verschwunden.

Zu bemerken ist noch, daß das Epithel der Mundschleimhaut in diesem Stadium noch keine Flimmerung erkennen läßt. Dieselbe tritt erst im letzten Stadium der Metamorphose auf, in dem der Kopf die endgültige Gestalt annimmt und der Schwanz bis auf einen kurzen Stumpf geschwunden ist. In diesem letztgenannten Stadium hat auch die Drüse ihre Tätigkeit begonnen. Die leistenartige Epithelverdickung ist vollständig verschwunden. An ihrer Stelle finden wir eine quere Bucht, die durch Delhiszenz entstanden ist und in welche die Ausführungsgänge einmünden.

Bei der jungen Kröte, die soeben die Metamorphose beendet hat, besteht jederseits medianwärts von der Choane eine kleine Oeffnung, die in eine größere, quere Einbuchtung hineinführt, welche mit Mundhöhlenepithel ausgekleidet und wie letztere mit Flimmerzellen ausgerüstet ist. In diese quergestellte Bucht münden die Ausführungsgänge der Drüse aus, aber nicht direkt, sondern durch Vermittelung von 3 flimmernden Röhren, welche offenbar ebenfalls vom Mundepithel abstammen. Die Anordnung der Ausführungsgänge ist noch dieselbe. Die Zahl derselben hat sich zwar vermehrt — so lassen sich am medialen Lappen in diesem Stadium 4 Ausführungsgänge zählen — doch münden sie sämtlich in die diesem Drüsenlappen zugehörige flimmernde Röhre. Infolge der Volumenzunahme sind besonders der mittlere und seitliche Hauptausführungsgang sehr nahe aneinander gerückt, so daß sie oft gemeinsam münden. Hierdurch kann man leicht dazu geführt werden, sie für Ausführungsgänge eines Lappens zu halten. Daß man es mit 2 Hauptausführungsgängen zu tun hat, wird an der Flimmerung der Endstücke der Gänge erkannt. Auf einem Sagittalschnitt, der durch die Mitte der Mündung der Bucht geht,

erhält man ein Bild, wie es Taf. XXV, Fig. 15 darstellt. Man sieht die Oeffnung in die Mundhöhle, die Einsenkung, die hier im Sagittalschnitt quer getroffen ist und die flimmernde Röhre, welche in den drüsigen Teil des mittleren Ausführungsganges übergeht. Beim weiteren Wachstum der Kröte erweitert sich die runde Oeffnung der Bucht zu einer kurzen, queren Rinne. So findet sich bei älteren Kröten medianwärts von der

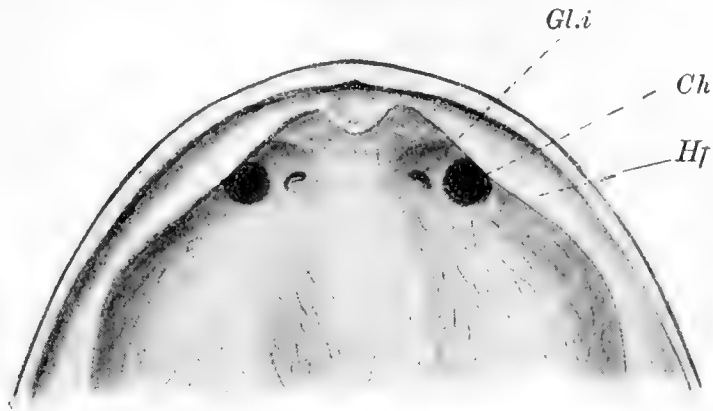


Fig. 1. *Bufo vulgaris*, einjähriges Tier. Am Dach der Mundhöhle liegen medianwärts von den Choanen (*Ch*) die anfangs rundlichen, später seitlich und nach hinten rinnenartig erweiterten Oeffnungen der Mündungsbuchten der 3 Ausführungsgänge der Glandula intermaxillaris (*Gl.i*). *Hf* vorspringende Hautfalte.

Choane jederseits eine kurze rinnenähnliche Vertiefung, in welche die flimmernden 3 Hauptausführungsgänge der bilateralen Intermaxillardrüse dicht nebeneinander münden (Textfig. 1).

Rana fusca, Frosch.

Beim Frosch finde ich die ersten Anlagen der Intermaxillardrüse bei einer Larve, die ebenfalls noch einen langen Schwanz und kleine Hinterbeine hat. Die Drüsenanlage erscheint hier als eine einheitliche, quer über das Munddach ziehende Verdickung des Mundhöhlenepithels, welche von der Choane der einen Seite zur Choane der anderen Seite ununterbrochen hinzieht. Im Gegensatz zur Anlage der Drüse bei der Kröte ist diese Verdickung in der Medianebene nicht unterbrochen, sondern zeigt im Gegenteil in der Mitte, besonders aber in unmittelbarer Nähe derselben, die stärkste Entwicklung. Nach den Seiten zu nimmt dieselbe an Mächtigkeit schnell ab, läßt sich aber als flacher Epithelstreifen bis vor die Mitte der Choane verfolgen. Bei der Kröte hatten wir festgestellt, daß die Leiste am medialen Rand der Choane mit dem Schwund der Schleimhauteinbuchtung endigt. Auch diese Einbuchtung, die, wie wir gesehen haben, bei *Bufo* neben der Medianebene flach begann und nach den Seiten bis zur Choane zunahm, ist beim Frosch in der Mitte am größten. Zu bemerken

ist dazu, daß die Einbuchtung bei *Rana* überhaupt viel weniger auffällig ist, als man sie bei *Bufo* sieht. Dagegen ist die vor der Drüsenanlage sichtbare, quere Schleimhautfalte ausgedehnter als bei *Bufo*.

Schon in diesem frühen Stadium zeigt die Epithelleiste die Neigung in zahlreiche zapfenartige Fortsätze auszuwachsen (die Anlagen der einzelnen Drüsenlappen und ihrer Ausführungsgänge), und zwar ist dies in den lateralen Endabschnitten weniger der Fall als in der Mitte, wo man die Zapfen dicht gedrängt findet. Während in der Mitte selbst nur ein Epithelzapfen auftritt (Taf. XXIV, Fig. 7), zeigen die Schnittbilder neben der Mitte mehrere Drüsenanlagen an der Leiste. Es macht den Eindruck, als ob die Drüsenlappen hintereinander entstünden oder einige sich schon in der Anlage gabeln (Textfig. 2). Ein weiterer Unterschied

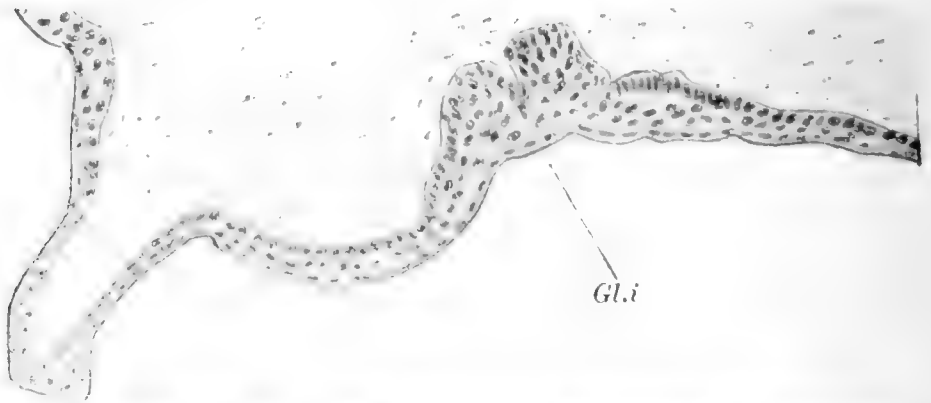


Fig. 2. *Rana fusca*. Larve mit gut entwickelten Hinterbeinen, noch ohne Vorderbeine (dasselbe Stadium wie Taf. XXIV, Fig. 7). Sagittalschnitt dicht neben der Medianebene zeigt hinter der Gaumenquerfalte die doppelte Anlage der Drüsenlappen der Glandula intermaxillaris. 167 : 1.

zeigt sich in der Zahl der Ausführungsgänge und Drüsenlappen, die bei *Rana* an Zahl überwiegen. Bei *Bufo* hat die bilateral angelegte Drüse 3 Ausführungsgänge und Lappen jederseits, von denen die beiden ersten an den Enden der Leiste, der dritte zwischen ihnen auftreten. Bei den Froschlarven finden sich an dem Ende der ausgedehnten leistenartigen Epithelverdickung keine Zapfen; dieselben liegen vielmehr in den mittleren Teilen zusammengedrängt in einer Reihe, wenig vor der Verbindungslinie beider Choanen. Ihre Zahl beträgt bereits im embryonalen Stadium 12—16.

Wie die Anlage in den früheren Stadien erwarten läßt, fehlen auch beim erwachsenen Frosch die Ausführungsgänge in der Mitte nicht, wenn sie auch nach den Seiten hin etwas zahlreicher folgen.

Die letzten lateralen Ausmündungen liegen noch eine kleine Strecke von dem medialen Rande der Choane entfernt. Die Befunde an einem $\frac{3}{4}$ Jahre alten Frosch entsprechen schon nahezu der Schilderung, welche WIEDERSHEIM von der Intermaxillardrüse gegeben hat. Er sagt von der Drüse: „Die Glandula intermaxillaris wird durch eine große Zahl einzelner, aus vielfach gewundenen Schläuchen bestehenden Drüsen zusammengesetzt. Mit 20—25 Ausführungsgängen münden die Schläuche am Dach der Mundhöhle aus“. (Vergl. ECKER und WIEDERSHEIM, Die Anatomie des Frosches, 3. Aufl.)

Ueber das Bild, welches uns die Mündungsstelle der Intermaxillardrüse beim Frosch gewährt (und das von der beiderseitigen dicht an der Choane sich öffnenden kurzen Mündungsbucht der Drüse bei Bufo erheblich abweicht), gibt derselbe Autor folgenden, eingehenden Bericht in seiner früher bereits erwähnten Arbeit (1876): „Der zwischen der Intermaxillarkhöhle und dem Gaumengewölbe klaffende Spaltraum wird von einem derben Bindegewebsstratum und der Mundschleimhaut abgesperrt, welche beide zusammen eine wallartige Duplikatur des freien Kiefferrandes zustande bringen und zu beiden Seiten eine hügelartige Prominenz erzeugen. Hinter diesem dicken Saume gelangt man in eine tiefe Furche und von da in das Niveau des Gaumengewölbes und bemerkt im vordersten Winkel desselben eine die Schleimhaut durchsetzende und mit ihrer Konvexität nach rückwärts schauende halbmondförmige Spalte: das Resultat von 20—25 dicht aneinander liegenden rundlichen Oeffnungen. Zwischen denselben fehlt so gut wie jedes Zwischengewebe; das Ganze macht einen perlschnurartigen Eindruck. Diese Oeffnungen sind nichts anderes als die Mündungen der teils in gerader, teils in schräger Richtung verlaufenden Ausführungsgänge der Glandula intermaxillaris.“

Rachendrüse.

Historisches über die Rachendrüse.

Als Rachendrüse beschreibt zuerst BORN (1876) einen Komplex von Drüsen bei Rana und Bufo mit folgenden Worten: „Die 4. Drüse, welche ich Rachendrüse nenne, bildet ein queres Band, das dicht hinter den Choanen liegt und beim Frosch den Zahnteil des Vomer umwuchert; eine Anzahl Schläuche ziehen sich an der

Außenwand in die Choane hinein und münden dort aus. Die übrigen öffnen sich an zwei symmetrischen Stellen — die ganze Drüse ist ursprünglich paarig — in die Rachenhöhle.“

In seinen „Anatomischen Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere“ versucht GAUPP (1888) auf Grund seiner Befunde über die Innervation der Rachendrüse eine Einteilung derselben in mehrere Gruppen zu geben. Er beschreibt die Rachendrüse als „eine Anzahl einzelner, mit separaten Ausführungsgängen versehener Drüschchen, die halbmondförmig um den hinteren Umfang der Choane angeordnet sind, in die sich zum Teil ihre Ausführungsgänge öffnen. Sie liegen zum Teil im Gebiet des Vomer, teils in dem des Palatinus und erhalten Nerven vom Stamm des N. palatinus selbst — — dies sind wesentlich die medialen der Vomerschleimhaut eingelagerten — teils solche von einem dem N. palatinus mit dem Ramus maxillaris sup. verbindenden R. communicans. Letzteres betrifft wesentlich die lateralen Drüschchen; wahrscheinlich besteht dadurch kein wesentlicher Unterschied in beiden Gruppen. Doch ist ein Nachweis, daß auch die lateralen Drüschchen Fasern vom N. palatinus erhalten, die nur in der Bahn von Trigemini-zweigen verlaufen, nur experimentell zu führen. Aber auch, wenn die Gleichheit der Innervation der Rachendrüsen durch den Facialis nachgewiesen würde, so dürfte doch dem oben erwähnten differenten Verhalten, zusammen mit gleichzeitiger Berücksichtigung der Natur des die Schleimhautunterlage bildenden Knochens — einiger Wert für die morphologische Betrachtung und Einteilung der ‚Gaumendrüsen‘, deren erste Repräsentanten neben der Glandula maxillaris die Rachendrüschchen sind, nicht abzusprechen sein.“

GAUPP unterscheidet hiernach zwei Arten von Rachendrüsen. Er sagt darüber weiter: „Die lateralen Rachendrüschchen der Anuren kann man auf eine Stufe stellen mit den lateralen Gaumendrüschchen der Saurier. Die medialen Gaumendrüschchen letzterer, die ausschließlich in das Gebiet des N. palatinus fallen, finden in den vomeralen Rachendrüschchen ihre Homologa.“

Ueber die Entstehung der Rachendrüse finde ich nur bei HINSBERG (1901) eine Aufzeichnung. Er erwähnt, daß zu Beginn der Metamorphose dicht an der hinteren Choanenumrandung ein Drüsenkonglomerat sich bildet, welches mit mehreren Ausführungsgängen in die Mundhöhle mündet und der Rachendrüse BORNs entspricht.

Um die Lage der embryonalen Rachendrüse beschreiben zu können, muß ich auf die Nasenhöhle der Larven zuvor etwas genauer eingehen und das in derselben befindliche Segel der Larven beschreiben.

Das Segel in der Nasenhöhle.

In der Nasenhöhle der Batrachierlarven findet man eine eigenartige Hautfalte, welche ich Segel (Velum) nenne. Ich beschreibe es zunächst von der Kröte.

Bufo vulgaris, Kröte.

Betrachtet man die Nasenhöhle der Krötenlarven auf einem Längsschnitt (Sagittalschnitt des Kopfes), der sowohl die Choane wie auch die äußere Nasenöffnung trifft, so fällt ein großes Segel auf, welches von der Mitte der hinteren Wand in die Nasenhöhle hineinragt (Taf. XXIV, Fig. 5). Dieses Segel ist auf allen Schnitten zu sehen, welche die Choane treffen. Lateralwärts endigt es in der Weise, daß es sich mit seinem freien Ende mit dem Gewebe der Nasenhöhlenwand verbindet (Taf. XXIV, Fig. 6), um schließlich in der hinteren Wand aufzugehen. Nach der Mitte zu läßt sich das Segel kontinuierlich als hintere Begrenzung der Choanenöffnung verfolgen. Seine Ansatzstelle steigt medianwärts allmählich an der hinteren Wand der Nasenhöhle herab, so daß das Segel auf den medialen Schnitten (Taf. XXIV, Fig. 4) als eine Schleimhautfalte erscheint, die dicht hinter dem Sinnesepithel der vorderen Choanenwand vom Dach der Mundhöhle entspringt. Am medialen Ende dieses Sinnesepithels verschmilzt die Hautfalte in ihrer ganzen Länge mit demselben.

Die Choane der Larven wird durch dieses Segel in zwei Räume geschieden. Der Zugang zum vorderen Raume, d. h. der eigentlichen Nasenhöhle, kann durch die vorspringende Hautfalte, wie man aus Taf. XXIV, Fig. 5 erkennen kann, leicht geschlossen werden. Der hinter dem Segel befindliche Raum, der lateralwärts blind endigt, flacht sich medianwärts in dem Maße ab, wie das Segel an der Wand der Nasenhöhle herabsteigt. Dieser Raum ist als ein Divertikel der Mundhöhle aufzufassen. Der Teil des Munddaches, der auf Taf. XXIV, Fig. 4 zwischen dem Segel und der dahinter liegenden quergetroffenen Schleimhautpapille (NZ) liegt — demnach hier an der Begrenzung des Mundhöhlenepithels teilnimmt —

biegt auf den lateralen Schnitten in die Nasenhöhle ein, wo er während des Larvenlebens die hintere Wand des ventralen Teils der Nase bildet (Taf. XXIV, Fig. 5). Die eben erwähnte Querfalte am Gaumen nähert sich dadurch der Choane und man findet sie in Taf. XXIV, Fig. 5 an der Umbiegestelle der hinteren Nasenhöhlenwand in die Mundhöhle; nur ist sie bedeutend niedriger geworden.

Im Laufe der Metamorphose treten Verschiebungen in diesem Teil der Nase ein. So bemerkt man, daß die Schleimhautpartie hinter dem Segel, von der eben die Rede war, allmählich auch bis zum lateralen Ende der Choane fast vollständig in das Munddach übergeht — das Divertikel schwindet in demselben Maße — und die Ansatzstelle des Segels befindet sich jetzt auch lateralwärts am hinteren, unteren Choanenrand. Das Segel erhält sich bei der Kröte bis zum Schluß der Metamorphose. In den Fig. 11, 12, 13, Taf. XXV, welche Sagittalschnitte durch die Nase einer Kröte wiedergeben, die bis auf einen kurzen Schwanzstumpf fertig umgebildet ist, erblickt man den letzten Rest des Segels auf allen Schnitten am hinteren, unteren Rande der Choane.

Rana fusca, Frosch.

Im Gegensatz zur Kröte ist das Segel beim Frosch, wo die Schnitte durch die Choane im wesentlichen dieselben Bilder geben, weniger auffallend. Das Divertikel der Mundhöhle ist geringer an Ausdehnung und die Ansatzstelle des zarten Segels befindet sich nie so hoch an der hinteren Nasenhöhlenwand als bei Bufo. In der Literatur finde ich nur bei HINSBERG (1901) die Beschreibung einer Hautfalte, die wahrscheinlich dem von mir beschriebenen Segel entspricht. HINSBERG sagt darüber von einer 31 mm langen Froschlarve folgendes: „Die Choane stellt einen langen, schmalen, quergestellten Spalt dar. Seine Tiefe beträgt ungefähr $\frac{1}{3}$ von der des Nasenlumens in den unteren Partien. Diese Einengung ist hauptsächlich bedingt durch eine Falte, die vom lateralen Choanenrand quer herüber zum hinteren Ende eines Wulstes zieht, der durch eine Vorbuchtung der Gaumenhaut seitens des unteren Endes der Sinnesepithelplatte bedingt ist.“ — Mit dem Beginn der Metamorphose schwindet das Segel beim Frosche schnell. In einem Stadium, wo die 4 Beine und ein noch langer Schwanz vorhanden sind, finde ich keine Spur mehr von der Falte (Taf. XXV, Fig. 17). HINSBERG sagt von einem Frosch mit einem Schwanzstumpf von

der Länge der hinteren Extremitäten: „Die Choane hat ihr Aussehen sehr geändert. Die wulstige Umrandung derselben, sowie die scharfe Falte, die im vorigen Stadium die hintere Umgrenzung der Choane bildeten, sind geschwunden.“

Die Lage dieser als Segel beschriebenen Hautfalte bei den von mir untersuchten Larven der Batrachier, ihr verschieden langes Bestehen bei den beiden Objekten (vergl. Taf. XXV, Fig. 16 u. 17) läßt darauf schließen, daß dieselbe eine biologische Bedeutung hat. Das Segel steht in Beziehung zu den inneren Kiemen und soll wahrscheinlich verhindern, daß das durch den Mund aufgenommene Atemwasser, welches sich vor den Kiemen aufstaut, beim Schließen und Zusammenpressen des Mundes, anstatt nach hinten durch die Kiemen zu strömen, nach vorn durch die Choanenöffnung entweicht. — HINSBERG erwähnt diese von mir als Segel bezeichnete Schleimhautfalte erst bei einer Froschlarve von 31 mm Länge. Dem muß ich entgegnen, daß ich sowohl beim Frosch, wie auch bei der Kröte das Segel bereits in einem Larvenstadium finde, wo die äußeren Kiemen soeben abgestoßen sind und die Ausbildung der Hornzähnnchen beginnt. Das Segel gibt hier schon dieselben Bilder, wie die oben beschriebenen älteren Stadien. — Es entsteht zu gleicher Zeit mit dem Durchbruch der Choanen, der bereits bei Larven erfolgt, welche die äußeren Kiemen noch besitzen.

In diesem jungen Stadium zeigt sich, daß von der Nasenhöhle ein röhrenförmiger Fortsatz medianwärts gegen die Mundhöhle hinzieht, um nach derselben durchzubrechen. Dieses Rohr besitzt ein hohes Sinnesepithel an seiner oberen und vorderen Wand. Hinter der Stelle, wo dasselbe die Mundhöhle erreicht, bildet sich eine schmale Einbuchtung der Mundschleimbaut. Zwischen dieser Einbuchtung und dem genannten Rohr bleibt eine dünne Wand bestehen, und diese Hautfalte wird zum Segel (Taf. XXV, Fig. 13).

Aus der Literatur ist eine Beobachtung von F. E. SCHULZE (1870) an erwachsenen Pelobateslarven sehr beachtenswert. F. E. SCHULZE deutet bei Pelobates zwei platte Papillen, die die Choane umranden, als Choanenklappen. Da es wohl von Interesse ist, die Verhältnisse zu vergleichen, so lasse ich seine Beschreibung von der Choane der erwachsenen Pelobateslarven hier folgen. In seiner Arbeit „Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven“ (1888) sagt F. E. SCHULZE p. 10: „Jede der beiden schräg von außen und vorn nach innen und hinten gerichteten 1 mm langen, schmalen Choanenspalten ist an ihrer vorderen, wie an ihrer

hinteren Längsseite von einem hervorragenden Lippensaume eingefast, welcher sich in je eine platte Papille von nahezu 1 mm Höhe erhebt. Während aber die ca. $\frac{1}{2}$ mm lange Basis der vorderen, d. h. vor der Choanenöffnung gelegenen Papille den äußeren Teil der vorderen Choanenlippe einnimmt und von dort allmählich verschmälert schwach vorn abwärts in die Papille fortsetzt, nimmt die ebenso lange Basis der hinter der Choanenspalte gelegenen platten Papille die innere Hälfte der hinteren Choanenlippe ein und ragt von da aus, sich etwas über den inneren Teil der Choanenspalte legend, in die Mundhöhle herab. Diese beiden Hautfalten habe ich bereits im Jahre 1870, l. c. p. 410 als vordere und hintere Choanenklappe bezeichnet.“ — An dieser Stelle (F. E. SCHULZE „Die Geschmacksorgane der Froschlarven“) sagt F. E. SCHULZE: „Die zur unmittelbaren Begrenzung der Choanenspalte selbst dienende Schleimhaut wulstet sich zu zwei parallelen Falten auf, deren dünne freie Ränder sich ähnlich wie ein paar Stimmbänder gegenüber stehen. Ebendort beschreibt er eine dritte hohe Papille von ähnlicher Form in einiger Entfernung hinter der Mitte jeder Choanenspalte als „Nebenzotte“.“

Vergleicht man die vorangegangene Schilderung mit den Befunden F. E. SCHULZES, so kann man annehmen, daß die „hintere Choanenklappe“ dem „Segel“ gleichzustellen ist, wie auch die „Nebenzotte“ der von mir erwähnten Gaumenquerfalte entspricht, während eine Bildung, die der „vorderen Choanenklappe“ entsprechen würde, bei *Bufo* und *Rana* fehlt.

Die Entwicklung der Rachendrüse.

Bufo vulgaris, Kröte.

Die ersten Anlagen der Rachendrüse zeigen sich bei *Bufo* ungefähr in demselben Entwicklungsstadium, in dem wir die Intermaxillardrüse auftreten sahen, bei einer Larve mit langem Schwanz und gut entwickelten Hinterbeinen, einem Stadium, in dem wir die oben beschriebenen Verhältnisse an der Choane vorfinden. Als Ort der Entstehung der Drüse ist kurz die Schleimhautpartie hinter dem Segel zu bezeichnen, die, wie wir gesehen hatten, von dem Segel und der dahinter liegenden Schleimhautfalte (Nebenzotte nach F. E. SCHULZE) begrenzt wird. Wir hatten festgestellt, daß diese Schleimhautpartie, die sich am medialen Ende der Choanenspalte am Dach der Mundhöhle beteiligt, während des

Larvenlebens in den seitlichen Teilen in die Nasenhöhle einbezogen wird. Dementsprechend finden wir auch die embryonalen Rachendrüsen am medialen Teile der Schleimhautpartie in der Mundhöhle und lateralwärts an der hinteren Wand der Nasenhöhle. Von dieser Lage der Drüse geben uns Sagittalschnitte durch die Choane einer Larve des oben erwähnten Alters deutliche Bilder. Taf. XXIV, Fig. 6 stellt einen Schnitt lateral von der Choanenöffnung dar. Wir sehen eine der letzten, lateralen Anlagen der Drüse unter dem Segel, das erst auf dem nächsten abgebildeten Schnitte (Taf. XXIV, Fig. 5), der durch die äußere Nasenöffnung und die Choane geführt ist, als solches deutlich zu erkennen ist. Taf. XXIV, Fig. 4 zeigt schließlich einen Drüsenfollikel am Dach der Mundhöhle.

Die embryonale Rachendrüse mündet stets unterhalb des Segels und ist durch diese Lagebeziehung leicht von der unteren Nasendrüse zu unterscheiden.

An der Stelle, wo die Rachendrüse bei der Kröte sich anlegt, kann man keine so ausgesprochene, etwa einheitliche Verdickung des Epithels wahrnehmen wie bei der Intermaxillardrüse, sondern man bemerkt anfangs auf jeder Seite zwei getrennte Anlagen: die eine am Dache der Mundhöhle, die andere an der hinteren Wand der Nasenhöhle, unterhalb des Segels. Zuerst entsteht die letztere. Die lateralen Anlagen treten selbständig meist gruppenweise auf. Ich fand bei den verschiedenen Larven, die ich daraufhin untersuchte, stets das Uebereinstimmende, daß die ersten Follikel in der Nase ungefähr in der Mitte der ganzen Schleimhautpartie sich anlegen. Das Epithel zeigt hier zuerst eine kleine rundliche Erhebung mit einer umgebenden Anhäufung von Bindegewebe. Aus dieser Anlage differenzieren sich nacheinander zwei Drüenschläuche. Auf etwas älteren Stadien konnte ich dieselben als die am weitesten entwickelten Follikel vor den anderen neu hinzugetretenen wieder erkennen und fand die Drüsenlappen der beiden ersten Anlagen in entgegengesetzter Richtung in das Gewebe eingesenkt. Der laterale Schlauch zieht seitwärts; der mediale ist auf den Schnittbildern nach der Mitte hin verfolgbar. Ein wenig später als diese Gruppe treten am lateralen Ende des Schleimhautfeldes kurz vor der Stelle, wo das Segel in die hintere Wand der Nasenhöhle übergeht, zwei Einzelanlagen auf. Die Schläuche dieser beiden Drüsen wachsen in lateraler Richtung.

In diesem Stadium bemerkt man auch die Anlagen der am Gaumen entstehenden Drüsen und zwar zeigt sich hier im Gegensatz zu dem eben mitgeteilten, daß die medial gelegenen Drüsen ihren

Ursprung von einer kurzen Epithelwucherung nehmen, die hinter dem medialen Ende der Choane hinzieht — deutlich abgesetzt von den lateralen Drüsenkomplexen. Die Leiste ist noch klein und zeigt nur an ihrem lateralen Ende follikuläre Anlagen. Sie endigt in diesem Stadium mit dem Schluß der Choane und wächst erst später weiter nach der Mitte zu über die Choanenspalte hinaus. Die Zahl der Mündungen beträgt in diesem Stadium 4—6, dieselben gehören den lateralen Drüsen an, da die medialen erst nach Schluß der Metamorphose Lumina zeigen, wo man 2—4 Drüsen unterscheiden kann. Bald aber übertreffen diese am Gaumen entspringenden Drüsen die lateralwärts gelegenen an Größe. Sie lassen sich als ansehnliche Drüsenmasse nach der Mitte zu verfolgen. Ihre Mündungen ziehen sich medianwärts über die Choane hinaus; doch finden sich dieselben stets lateral von der jederseitigen Mündungsbucht der Intermaxillardrüse. — Im Laufe der Metamorphose treten die oben beschriebenen Veränderungen an der Choane auf. Wie uns die Bilder am besten veranschaulichen, sehen wir den lateralen Teil des Schleimhautfeldes vollständig zum Dach der Mundhöhle werden und infolgedessen münden die lateralen Drüsen jetzt ebenfalls in die Mundhöhle. Auf einer Reihe von Schnittbildern, die von einer Kröte stammen, welche die Metamorphose fast beendet hat, finden wir das Segel stets am hinteren Rande der Choane und hinter demselben die lateralen Rachendrüsen (Taf. XXV, Fig. 11—13). Vergleicht man die Schnittbilder (Taf. XXIV, Fig. 5, Taf. XXV, Fig. 10 u. 11), welche verschiedenen Stadien angehören und Schnitte in ähnlicher Lage darstellen, so kann man den Entwicklungsgang am deutlichsten verfolgen. Auf Taf. XXIV, Fig. 5, wo die ganze Schleimhautpartie bis zur Gaumenquerfalte, die sich am hinteren Choanenrande befindet, den unteren Teil der hinteren Nasenhöhlenwand ausmacht, zeigt sich die Drüse in der Mitte der hinteren Wand unter dem Segel. Auf dem nächst älteren Stadium (Taf. XXV, Fig. 10) einer Kröte, die soeben den Larvenmund abwirft, ist die Schleimhautpartie schon ein wenig der Mundhöhle zugekehrt. Vollendet ist die Umbildung auf einem Stadium, das nur noch einen kurzen Schwanzstumpf hat. Hier findet sich die Schleimhautpartie in ihrer ganzen Ausdehnung am Dach der Mundhöhle. Der Rest des Segels, hinter dem die Drüsen münden, erscheint auf allen Schnitten, wie bereits oben erwähnt, am hinteren, unteren Choanenrand (Taf. XXV, Fig. 11). Bei der Ausdehnung der Rachendrüse in seitlicher Richtung ist eine Verwechselung mit der

unteren Nasendrüse nicht ausgeschlossen, da diese Drüse am Ende der Metamorphose von ihrer ursprünglich seitlichen Lage um die hintere Wand des lateralen Nasenblindsackes herumgewachsen ist und die Schläuche beider Drüsen aufeinander stoßen. So lange das Segel besteht, unter dem stets die Mündung der Rachendrüse liegt, ist eine Trennung leicht; nach dem völligen Schwund des Velums ist dies um so schwieriger, als die Zellen beider Drüsen dieselben Bilder geben. Beim erwachsenen Tier kann uns nur der Befund, daß der Ausführungsgang der Drüse am Dach der Mundhöhle mündet, darüber Aufschluß geben, daß wir es mit einem Rachendrüschen zu tun haben. Taf. XXV, Fig. 13 zeigt uns bei einer Kröte am Schluß der Metamorphose ein Follikel eines Rachendrüschens. Neben ihm finden wir Follikel und einen Ausführungsgang der unteren Nasendrüse, der vor dem Rest des Segels mündet.

Rana fusca, Frosch.

Bei den Larven des Frosches finden wir wie bei der Kröte die Mündungen der embryonalen Rachendrüschen hinter dem Segel. Vergleichen wir die Entstehung der Drüse beim Frosch mit den Befunden bei *Bufo*, so ergeben sich einige Unterschiede. Wenn wir bei *Bufo* ein zeitlich verschiedenes Erscheinen der einzelnen Drüsengruppen feststellen konnten und die ganze Anlage sich in zwei Hauptabteilungen sondern ließ, so zeigt sich beim Frosch eine völlig einheitliche Anlage, die begründet ist in einer deutlichen Leiste, an welcher die Drüsenfollikel entspringen. Die Leiste zieht sich als gleichmäßig breite Epithelverdickung über das Schleimhautfeld unter dem Segel hin und zeigt an ihrem oberen Ende die Drüsenanlagen (Taf. XXIV, Fig. 8). Trotz mehrfachen Bemühens ist es mir nicht gelungen festzustellen, ob und wo die Drüsenfollikel zuerst entstehen, so daß ich annehmen muß, daß die Anlagen ziemlich gleichzeitig an der Epithelleiste erfolgen, wie denn auch die einzelnen Follikel sich nicht sehr in der Größe unterscheiden. Infolgedessen finden wir bereits in den ersten Stadien eine kontinuierliche Reihe von Drüsen mit 5–6 Ausführungsgängen. Ihre Zahl nimmt während der Metamorphose zu; am Ende derselben konnte ich 10–15 Mündungen jederseits zählen.

Wie bereits oben vom Segel gesagt wurde, schwindet dasselbe beim Frosch sehr schnell und ist am Ende der Metamorphose nicht mehr vorhanden. Hierdurch ist eine Trennung von der unteren Nasendrüse sehr erschwert. Dazu kommt noch, daß

die Schleimhautpartie, die die hintere, untere Wand der Nasenhöhle bildet, nicht in ganzer Ausdehnung in das Mundhöhlendach übergeht, wie dies bei *Bufo* der Fall ist, sondern nur teilweise diese Lageveränderung durchmacht und so auch auf späteren Stadien in den seitlichen Partien in der Nase zu finden ist. Die Folge ist, daß auch der seitliche Teil der Rachendrüse seine ursprüngliche Lage beibehalten hat und wir finden hier die Befunde BORN'S u. a. bestätigt, daß die Rachendrüse zum Teil in die Mundhöhle, zum Teil in die Choane mündet.

Beim erwachsenen, jungen Frosch, welcher die ersten Vomerzähne besitzt, die schon verkalkt, aber noch in der Tiefe der Schleimhaut eingebettet sind, finden wir den medialen Teil der Rachendrüse hinter und über den Zahnanlagen des Vomer. Diese vomeralen Drüsen zeichnen sich vor den nasalen Rachendrüsen nicht nur durch ihre Größe, sondern auch, was ich besonders hervorheben möchte, durch einen kurzen, flimmernden Ausführungsgang aus, wie dies Taf. XXIV, Fig. 9 erkennen läßt.

Fassen wir die Befunde über die Entwicklung der Rachendrüse bei *Rana* und *Bufo* zusammen, so haben wir gesehen, daß die Drüsenfollikel bei der Kröte sich einzeln oder in Gruppen anlegen, und zwar lassen sich als zwei Hauptgruppen unterscheiden, die in der Choane liegenden Drüsen und die etwas später auftretenden, voluminöseren Drüsen am Gaumen. Beim Frosch zeigt die Drüse eine einheitliche Anlage. Die Follikel nehmen ihren Ursprung von einer leistenartigen Verdickung der Schleimhaut. Beim erwachsenen Frosch aber zeichnen sich die am Gaumen ausmündenden Drüsen vor den Choanendrüsen sowohl durch ihre Größe als auch durch einen flimmernden Ausführungsgang aus, der auf eine sekundär erfolgte Einstülpung des flimmernden Mundepithels zurückzuführen ist.

Will man in diesen Befunden die Anzeichen einer Zweiteilung der Rachendrüse BORN'S in eine Gaumen- und eine Choanendrüse erkennen, so würde hierdurch die Annahme GAUPP'S eine gewisse Bestätigung erfahren (cf. p. 514); ebenso wie die Beobachtungen, welche REICHEL bei *Bombinator igneus* machte, denselben Gedanken aufkommen ließen, wodurch die Annahme GAUPP'S auch in der Morphologie der Drüsen ihren Ausdruck findet und somit eine Bestätigung und Ergänzung erhält. REICHEL äußert sich darüber folgendermaßen: „An der Gaumenschleimhaut von *Bombinator igneus* macht sich eine Eigentümlichkeit geltend, indem an

der Schleimhautduplicatur am hinteren Rande des zahntragenden Teiles des os intermaxillare das Epithel sich vielfach kryptenartig einsenkt; vielleicht haben wir hierin die erste Andeutung einer Art seitlicher Gaumendrüsen, wie wir sie bei den Sauriern kennen lernen werden, zu sehen.“

Aus allen diesen Befunden können wir den Schluß ziehen, daß sich bei den Anuren eine Teilung der Rachendrüse BORNs in eine Gaumen- und eine Choanendrüse anbahnt.

Zahnleiste und Zähne bei den anuren Amphibien.

Ueber die Bezahnung der Amphibien.

Das Zahnsystem der Amphibien ist in vergleichend-anatomischer und embryologischer Hinsicht von umso größerem Interesse, als die Klasse der Amphibien von den Fischen zu den höheren Wirbeltieren überleitet. Wir finden deshalb auch im Zahnsystem der Amphibien sowohl Anklänge an die Verhältnisse der niedriger stehenden Klassen als auch Uebergänge zu den Reptilien und Säugetieren. Ueber die Entwicklung der Zähne der Amphibien liegt eine beträchtliche Literatur vor, aus welcher ich die Schriften von O. HERTWIG (1874) und ROESE (1895) als besonders wichtig hervorhebe.

Werfen wir einen Blick auf die Bezahnung in den einzelnen Familien und Gattungen der Amphibienklasse, so fällt die Mannigfaltigkeit in der Bezahnung der einzelnen Mundhöhlenknochen auf. O. HERTWIG äußert sich darüber also: „Es finden sich Arten, bei denen jeder Knochen der Mundhöhle Zähne trägt, sowie andererseits vollkommen zahnlose Arten. Zwischen beiden stehen Formen, deren Knochen in verschiedener Kombination mit einem Zahnbesatz ausgerüstet sind. Die reichste Bezahnung besitzen im ganzen genommen die älteren Amphibienordnungen: die Perennibranchiaten, Derotremen und Salamandrinen, die geringste dagegen die Batrachier.“ Bis auf wenige Ausnahmen findet man bei den drei erstgenannten Ordnungen Zähne auf dem Intermaxillare, Maxillare, Vomer, Palatinum im Oberkiefer und auf dem Dentale und Operculare im Unterkiefer. Mit dem Fehlen des Knochens fehlen die Zähne: bei Proteus und Menobanchus die Oberkieferzähne bei dem Mangel des Maxillare, bei Salamandra die Zähne mitsamt dem sie tragenden Operculare. Bei Siren lacertina sind

Intermaxillare, Maxillare und Dentale an Stelle der Zähne mit Hornscheiden versehen. Unter den Salamandrinen zeigt dagegen *Plethodon glutinosus* reiche Bezahnung des Parasphenoids. Weniger gleichmäßig ist die Bezahnung der Batrachier. Hier kommen neben zahntragenden Formen wie *Hemiphractus*, völlig zahnlose Gattungen vor. Bis auf *Hemiphractus*, dessen Intermaxillare, Maxillare, Vomer, Palatinum und Dentale bezahnt sind, tragen in dieser Klasse im allgemeinen Intermaxillare, Maxillare und Vomer Zähne: so bei den *Oxydactyla*, wo *Rana* und *Pelobates* zu nennen sind, bei den *Discodactyla* mit *Hyla* und *Hylodes*. Bei *Ceratophrys* finden sich nur auf dem Zwischen- und Oberkiefer Zähne. Bekannt ist, daß *Bufo* keine Zähne besitzt, ebenso ist *Pipa* zahnlos.

Außer diesen Verschiedenheiten in der Bezahnung der Mundhöhlenknochen treten uns Unterschiede in der Anordnung der Zähne auf diesen Knochen entgegen, die sich in die vielreihige, zwei- und einreihige Stellung trennen lassen. Die mehrreihige Zahnstellung findet sich bei den älteren Amphibienordnungen, so bei Siren auf dem Vomer und Palatinum. Unter den Salamandrinen zeigt, wie schon erwähnt, *Plethodon* das Parasphenoid völlig mit Zähnchen besetzt. Eine zweireihige Anordnung zeigen die Zähne von *Siredon pisciformis* auf dem Vomer, Palatinum und Operculare. Die einreihige Stellung der Zähne ist am weitesten verbreitet und findet sich bei den jüngeren Ordnungen auf allen Zähne tragenden Knochen.

Auch die Form der Zähne wechselt in der Amphibienklasse. Der Einzelzahn (der wie die meisten Wirbeltierzähne aus Schmelz, Dentin und Cement besteht) zeigt bei den Batrachiern und Salamandrinen eine andere Gestalt als z. B. bei *Siredon*. Beim Axolotl hat derselbe eine gerade kegelförmige Form, während Triton und die bezahnten Batrachier einen zweispitzigen, gekrümmten Zahn besitzen.

Diese zahlreichen Befunde hat zuerst O. HERTWIG (1874) in seinem bekannten Werke „Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle“ entwicklungsgeschichtlich zu deuten versucht. O. HERTWIG denkt sich den Stamm der Amphibien monophyletisch entstanden und kommt zu dem Schlusse, daß die Verschiedenheiten in der Bezahnung der Knochen durch Rückbildung zu erklären sind, daß also die mehrreihige Anordnung der Zähne der ältere Typus ist, aus dem sich sowohl die zwei- und einreihige Anordnung als auch der völlige Verlust der Zähne ableiten lassen. Er beweist ferner,

daß die Form des Zahnes ursprünglich eine gerade kegelförmige gewesen ist, wie sie heute noch bei *Siredon* auftritt und daß sich daraus erst der zweispitzige, gekrümmte Zahn entwickelt hat. Mit der Differenzierung des Einzelzahnes ist gleichzeitig eine Verminderung der Zahl der Zähne auf den einzelnen Knochen Hand in Hand gegangen. Diese Vorgänge in der Phylogenie läßt die Ontogenie von *Triton* noch erkennen. Im Larvenstadium haben wir vorübergehend gerade kegelförmige Zähne in zwei Reihen angeordnet, während das erwachsene Tier den zweispitzigen Zahn in einreihiger Anordnung besitzt.

Weiter ist zu sagen, daß die Larven aller Batrachier, die eine Metamorphose durchmachen, sich durch den Mangel echter Zähne auszeichnen. Sie besitzen vielmehr Hornzähne und Hornkiefer¹⁾.

Das späte Auftreten der Zähne bei den Anuren findet seine Erklärung darin, daß durch die veränderte Lebensweise der ursprüngliche Entwicklungsgang eine Abänderung erfahren hat. Während bei den Urodelen die phylogenetischen Stufen ziemlich unverfälscht in der Ontogenie wiederkehren, sind bei den Batrachierlarven, die von den Vorfahren ererbten Zähne unterdrückt und durch die für das Larvenleben passenderen Hornzähne und Hornkiefer ersetzt worden. Erst am Schluß der Metamorphose erscheinen bei *Rana*, *Hyla* u. s. w. die ersten Zähne und zwar sind dies sogleich die zweispitzigen, wie sie die erwachsenen Salamandrinen in ähnlicher Form besitzen. *Bufo* und *Pipa* zeigen überhaupt keine Zähne mehr. Bei diesen Gattungen ist auch kein sekundärer Ersatz durch Hornscheiden wie bei Siren eingetreten. Ebenso fehlen bei fast sämtlichen Anuren die Zähne des Unterkiefers²⁾.

Man darf wohl annehmen, daß das Fehlen der Zähne im Unterkiefer mit der eigenartigen Entwicklung der Zunge in Beziehung steht. Die Zunge der Anuren ist meistens groß und zum Fangen

1) Ueber die Hornzähne und den Hornschnabel der Batrachierlarven verweise ich auf folgende Literatur: F. E. SCHULZE, Die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Abhandlung d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1888; HÉRON-ROYER, La vestibule de la bouche des têtards des Batraciens anoures, Arch. de Biologie, T. IX, 1889; BOULENGER, Synopsis of the Tadpoles of the European Batrachians, Proceedings of the zool. Soc. London 1891; *ERNST GUTZEIT, Die Hornzähne der Batrachierlarven, Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. XLIX, 1890.

2) Zähne im Unterkiefer der Anuren sind meines Wissens nur bei *Hemiphractus* gefunden worden.

der Beute geeignet. Der Unterkiefer dient daher nicht mehr zum Fassen der Beute und braucht infolgedessen nicht bezahnt zu sein; eine Bezahnung wäre vielleicht sogar hinderlich für die Bewegung der Zunge. Wenn man das Rudimentärwerden von Organen daraus erklärt, daß benachbarte Organe eine höhere Ausbildung erreichen und durch Korrelation auf das betreffende Organ einwirken, so kann man die Ausbildung der großen und speziellen Zwecken angepaßten Zunge als die Ursache des Zahnverlustes im Unterkiefer betrachten.

Man könnte sich fragen aus welcher Ursache die Zähne im Oberkiefer der Kröten im Laufe der phylogenetischen Entwicklung geschwunden sind. Aus dem Nichtgebrauch kann die Reduktion der Zähne nicht erklärt werden; denn die Kröte würde die Zähne ebenso gut gebrauchen können, wie ein Frosch oder Salamander. Es ist wahrscheinlich die eigenartige Umwandlung des Epithels der Mundschleimhaut, mit welcher der Schwund der Zähne zusammenhängt. Das Epithel ist nämlich erheblich dicker als beim Frosch und liegt sehr nahe am Knochen, so daß die Beute offenbar zwischen die Zunge und diesen harten Kiefferrand gefaßt wird.

Ueber die Zahnleiste bei den Amphibien.

Nach dem Vorausgeschickten ist zweifellos anzunehmen, daß die zahnlosen Arten einst ebenfalls Zähne besessen haben, wie ihre nächsten Verwandten heute noch Zähne besitzen. Es liegt daher die Frage nahe, ob in der Embryonalentwicklung noch Zahnanlagen oder wenigstens eine Zahnleiste auftreten. Um dafür irgend welche Beweise erbringen zu können, muß erst festgestellt werden, zu welcher Zeit und in welcher Form Reste einer Zahnleiste oder etwaige Zahnanlagen zu erwarten sind. Um hierüber Aufschluß zu erhalten, ist es nötig die Entstehung der Zähne im Stamme der Amphibien im allgemeinen und die des Frosches, als eines der Nächstverwandten der zu untersuchenden Kröte, im besonderen zu verfolgen.

Aus den Untersuchungen O. HERTWIGS (1874) geht hervor, daß die Zähne sämtlicher Amphibien an einer Zahnleiste entstehen (entsprechend dem dritten Typus ROESES). Gegenüber den verschiedenen Befunden früherer Autoren, wie SANTI SIRENA (1871) und HEINECKE (1873), welche die Zähne der Tritonen und beim Frosch in einzelnen Epithelzapfen entstehen lassen, teils auf freien

Papillen, beweist O. HERTWIG, daß die Zähne aller jetzt lebenden Amphibienordnungen in der Tiefe der Schleimhaut eingebettet entstehen und zwar nehmen sie ihren Ursprung von einer hinter den Zahnanlagen kontinuierlich sich hinziehenden Verdickung der Mundschleimhaut, der Ersatzleiste oder Zahnleiste. Nach O. HERTWIG besteht „die Zahnleiste aus zwei oder mehreren Zellenlagen, von welchen die dem Bindegewebe zugekehrten prismatisch gebildet und Fortsetzung der untersten ihnen gleichgestalteten Zellschicht der Epidermis ist.“

Für die Entwicklungsgeschichte der Zähne im Stamme der Amphibien ist noch ein Befund ROESES von Wichtigkeit, weil er die Hypothesen O. HERTWIGS bestätigt und ergänzt. Während O. HERTWIG bei Tritonen bereits eine Zahnleiste findet, an der die ersten Zähne in die Schleimhaut eingesenkt sich entwickeln, findet ROESE bei noch nicht ausgeschlüpften Larven Zahnanlagen, die sich im placoiden Stadium befinden.

Diese letztgenannte Form der Entstehung der Zähne kommt bei den Anuren nicht in Betracht (da diese ursprünglichen Verhältnisse, wie oben gesagt wurde, bei den Batrachiern verwischt und die ersten Zahngenerationen unterdrückt sind), so daß die Zähne hier stets an einer Zahnleiste entstehen. Ueber die Zahnleiste und die Entwicklung der Zähne bei den Batrachiern sagt O. HERTWIG folgendes: „Die Zahnentwicklung geschieht in derselben Weise wie bei Salamandrinen und Perennibranchiaten. Auch hier dringt hinter der in Funktion befindlichen Zahnreihe eine Epithelleiste in das Schleimhautgewebe. Dieselbe ist aber im Vergleich zu den oben genannten Amphibienordnungen von sehr geringer Ausdehnung.“

Suchen wir also bei der Kröte nach Resten von Zahnanlagen, so werden wir in erster Linie unsere Aufmerksamkeit auf die Zahnleiste richten müssen, da sich auch in anderen Wirbeltierklassen gezeigt hat, daß zahnlose Formen in ihrer Entwicklung nur noch die Zahnleiste vorübergehend anlegen. Ich erinnere daran, daß ROESE bei Schildkröten eine Zahnleiste fand und sogar bei einigen Vögeln (*Sterna*, *Struthio*) eine Zahnleiste nachwies.

Der Beschreibung der Zahnleiste der Kröte muß ich eine Beschreibung der Entwicklung der Zahnleiste beim Frosch vorausschicken, weil ich erst an der Hand dieser Befunde die Zahnleiste bei der Kröte finden konnte; gleichzeitig möchte ich einen Bericht über das Auftreten der Zähne beim Frosch geben.

Die Entwicklung der Zahnleiste und das Auftreten der Zähne beim Frosch.

Wie bereits LIEBERT (1894) berichtet, findet man „die Zahnleiste und die ersten Phasen der definitiven Zahnanlagen bei *Rana* schon bei Larven, welche die Hornzahnplatten, wenn auch schon verschmälert, in ihrer ganzen Fläche und Stiftzähnen noch in geringer Zahl an den Seiten der Kammplatten besaßen. Die vorderen Extremitäten waren noch nicht frei, indes stand die linke derselben zum Durchbruch bereit“.

Aus den Untersuchungen LIEBERTS geht weiter hervor, daß sich die Zahnleiste beim Frosch bilateral anlegt. Er beschreibt die ersten Stadien mit den Worten: „Wir sehen im Epithel eine unerhebliche Einsenkung des letzteren nach unten, während die Oberfläche der Epidermis, wie überhaupt in allen späteren Fällen, in dieser Gegend durchaus keine Veränderung zeigt. Auch im darunter liegenden Bindegewebe kann man keinerlei Veränderung wahrnehmen; die Bindegewebszellen liegen in nicht eben großer Zahl unregelmäßig zerstreut umher. Nur die Cylinderzellenschicht hebt sich in jener schwachen Einsenkung deutlicher ab als an anderen Stellen. Die Zellen sind enger aneinander gerückt und erscheinen höher und regelmäßiger aufrecht angeordnet. Man kann die flache Einsenkung des Epithels fast an allen Schnitten verfolgen, nur nach der Intermaxilla zu, also von hinten nach vorn nimmt sie an Deutlichkeit ab, bis sie in der Mittellinie ganz und gar verschwindet. Indes ist sie bei späteren Stadien, wenn auch nicht so ausgeprägt wie in der Maxilla, auch hier zu finden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir es hierbei mit einer Zahnleiste zu tun haben, von welcher somit auch bei unserem Frosch alle Zahnbildung ausgeht. Sie entwickelt sich nach meinen Beobachtungen von hinten nach vorn, wie denn auch die Anlage der Zähne in der gleichen Weise erfolgt.“

Auf den Querschnittserien, die ich verschiedentlich von Froschlarven in diesem Stadium der Metamorphose anfertigte, finde ich die von LIEBERT gemachten Beobachtungen im wesentlichen bestätigt. Unter den Larven gleichen Alters sah ich die Zahnleiste verschieden deutlich ausgeprägt, indem zuweilen eine reichliche, zuweilen nur eine geringe Menge von Zellen an derselben teilnimmt. Mit Rücksicht auf die später zu beschreibende Zahnleiste der Kröte möchte ich auf diese Verhältnisse, die auf mehr oder

weniger reichlich vorhandenes Zellmaterial zurückzuführen sind, besonders hinweisen.

Bei einem Exemplar, das sich durch geringe Maße des Zellmaterials auszeichnet und auf welches sich die 4 Bilder (Textfig. 3—6) beziehen, ist die Zahnleiste verschwindend klein, so daß man bei der Durchsicht einer solchen Serie leicht zu der Ansicht von SIRENA kommen kann, daß die Zähne sich einzeln in der Schleimhaut entwickeln. Von einem solchen durch Mangel des Zellmaterials ausgezeichneten Frosch habe ich leider kein Exemplar, das noch keine Zahnanlagen besaß, da dieses Stadium schnell vorübergeht, doch kann LIEBERTS Beschreibung diesen Mangel ersetzen. Sowohl LIEBERTS Befunde wie die Bilder der mir vorliegenden Serie stimmen darin überein, daß infolge der geringen Zellwucherung sich keine Zahnfurche findet, die ja eine durch starkes Einwuchern veranlaßte oberflächliche Einsenkung darstellt. Diese Erscheinung konnte ich bei allen Tieren bis ans Ende der Metamorphose feststellen. Bei der geringen Entwicklung des Zwischengewebes war in diesen Stadien die Zahnleiste oft nur sehr schwer als eine einheitliche Epithelverdickung zu erkennen. Erst beim jungen erwachsenen Frosch finden sich die Bilder vor, die O. HERTWIG u. a. von der Zahnleiste des Frosches geben.

Im Gegensatz zu dieser Angabe, die mit LIEBERTS Schilderung sich deckt, gewährt uns eine Schnittserie von einer gleichalterigen Froschlarve, welche größeren Zellenreichtum besitzt, ein ganz anderes Bild (Textfig. 7 u. 8). Vor allem fällt hier die Zahnfurche auf, so daß es keinem Zweifel unterliegt, daß die durch eine Reihe von Schnitten deutlich verfolgbare Epithelverdickung die Zahnleiste darstellt.

Bei Rana legt sich die Zahnleiste, wie oben erwähnt, bilateral an und zwar entwickeln sich in diesen ersten Stadien die Zähne an derselben, wie LIEBERT fand, in der Richtung von hinten nach vorn. Auf den Querschnittserien finde ich die erste Zahnanlage in der Höhe der Mündung der Intermaxillardrüse, die ein wenig vor der Verbindungslinie der beiden Choanen liegt. Bei den mit reichlichem Zellmaterial versehenen Froschlarven zeigt sich hier die Schleimhauteinstülpung am deutlichsten als Zahnfurche (Textfig. 7), während dieselbe nach vorn und hinten an Tiefe abnimmt. Es ist anzunehmen, daß von dieser Stelle aus die Entwicklung der Zahnleiste beginnt, welche aber nicht nur, wie LIEBERT meint, von hinten nach vorn wächst, sondern auch nach

hinten; nur setzt das Wachstum in kaudaler Richtung erst am Schluß der Metamorphose deutlich ein.



Fig. 3.



Fig. 4.

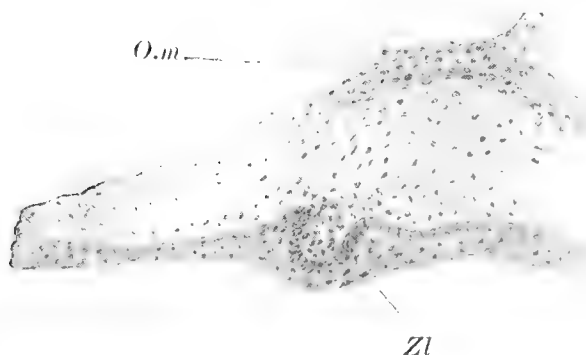


Fig. 5.



Fig. 6.

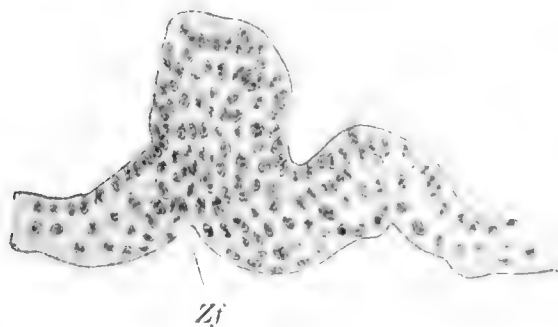


Fig. 7.

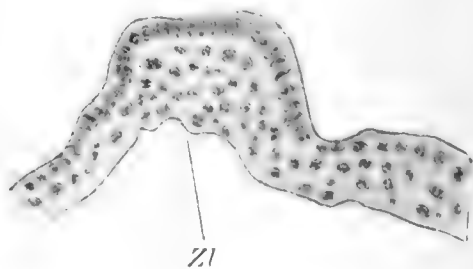


Fig. 8.

Fig. 3—6. *Rana fusca*. Larve mit Hinterbeinen, Vorderbeine noch nicht durchgebrochen, im Anfang der Metamorphose. Querschnittserie. Die 4 Querschnitte stellen die Hauptbilder der Zahnleiste und die zwei ersten Zahnanlagen einer mit spärlichem Zellmaterial versehenen Larve dar. Zeiß, Obj. D, Komp.-Ok. 4. 174 : 1.

Fig. 3 zeigt einen Schnitt durch das vordere Ende der Leiste.

Fig. 4 gibt einen Schnitt durch die in der Nähe des vorderen Endes der Leiste befindliche jüngere Zahnanlage wieder.

Fig. 5 enthält ein Schnittbild durch die dicht hinter der jüngeren Zahnanlage liegende älteste erste Zahnanlage, deren Dentinkeim bereits eine Anordnung der Zellen erkennen läßt.

Fig. 6 läßt das hintere Ende der Zahnleiste als eine flache abgerundete Erhebung erkennen.

Fig. 7 u. 8. *Rana fusca*. Larve mit großen Hinterbeinen, noch ohne Vorderbeine, im Anfang der Metamorphose. Querschnittserie. Die beiden Bilder geben die Zahnleiste einer mit reichlichem Zellmaterial ausgerüsteten Froschlarve wieder. Zeiß, Obj. D, Komp.-Ok. 4. 174 : 1.

Fig. 7. Schnitt wenig vor der Choanenöffnung gelegen, in der Höhe der Mündung der Glandula intermaxillaris, stellt die Zahnleiste in ihrem rostralen Teile als eine erhebliche Einsenkung dar, welche sich durch eine deutliche Zahnfurche (Zf) auszeichnet.

Fig. 8 gibt das kaudale Ende der Zahnleiste dieser Froschlarve wieder.

Der ersten Zahnanlage folgt die zweite bald nach und zwar, wie zu erwarten, apikalwärts von der ersten gelegen. Die 4 Textfig. 3—6 geben die Zahnleiste einer Froschlarve mit den beiden ersten Zahnanlagen in ihren Hauptbildern wieder. Die ganze Leiste erstreckt sich bei diesem Exemplar (von dem Querschnitte in der Stärke von $7\ \mu$ angefertigt wurden) durch 26 Schnitte.

Textfig. 3 zeigt das nach vorn weiterwachsende Ende der Leiste, welches sich durch 5 Schnitte verfolgen läßt; dasselbe befindet sich noch in ziemlicher Entfernung von der Mitte. Die Leiste schwillt dann ein wenig an, um die jüngere Zahnanlage zu bilden (Textfig. 4), welche auf 6 Schnitten zu sehen ist. Von dieser Anlage gilt, was LIEBERT schreibt: „Die Bindegewebsanhäufung hat zugenommen und die Zahnleiste eingestülpt. Die Bindegewebszellen der Zahnpapille zeigen noch keine Anordnung, sondern liegen regellos nebeneinander“. Dagegen läßt das nächste Schnittbild (Textfig. 5), das den älteren, ersten Zahn wiedergibt, bereits eine Anhäufung des Bindegewebes erkennen; irgend welche Differenzierungen im Schmelzorgan oder der Bindegewebspapille haben noch nicht stattgefunden. Diese ältere Zahnanlage befindet sich nur 3 Schnitte von der jüngeren entfernt und ist selbst durch 8 Schnitte zu verfolgen. Die folgenden 4 Schnitte zeigen das kaudale Ende der Leiste, welches sich im Gegensatz zu dem vorderen Teil der Leiste, der bisher allein Zahnanlagen hervorbrachte, als eine flache, abgerundete Erhebung darstellt (Textfig. 6). Die Leiste endet in diesem Stadium ein Stück vor der Choanenöffnung. Zu bemerken ist noch, daß das Bindegewebe über der Kieferknochenanlage eine gewisse Anordnung seiner Elemente zeigt. Die Stellung der länglichen Kerne verrät eine Strichrichtung, die vom Knochen gegen die Schleimhaut hinzieht.

O. HERTWIG (1874) sagt über die ersten Phasen der Zahnbildung bei den Anuren — er untersuchte *Pelobates fuscus* mit 4 Beinpaaren, deren Hornkiefer abgeworfen, deren Schwanz dagegen noch vollkommen erhalten war: „Auf einer Reihe von Schnitten fand ich eine Zellwucherung, welche vom Mundhöhlenepithel aus eine kleine Strecke weit in das unterliegende das Maxillare, Intermaxillare und Vomer überziehende Bindegewebe hineindringt. Aus dem Umstand, daß man auf jedem Schnitte diese Wucherung antrifft, folgt, daß sie die Form einer Leiste besitzt und nicht aus einzelnen Zapfen gebildet wird. An dieser entstehen die Anlagen der primären Zähne, indem durch eine Wucherung von Bindegewebszellen an ihrer Kante eine aus Zellen

ohne Zwischensubstanz zusammengesetzte Papille, der Dentinkeim, sich bildet. Derselbe dringt in die Epithelmasse der Ersatzleiste hinein, welche einen kappenartigen Ueberzug über ihn bildet. Die der Papille unmittelbar aufliegenden Epithelzellen vergrößern sich, werden cylinderförmig und bilden eine Schmelzmembran, welche am Grunde der Papille in die äußere kubische Zellschicht der Ersatzleiste sich kontinuierlich verfolgen läßt. Papille und Schmelzmembran werden durch ein zartes Häutchen, die Basalmembran, voneinander geschieden.“

Bevor ich auf die Weiterentwicklung der Zahnleiste und der Zähne eingehe, möchte ich noch hervorheben, daß die Entwicklung derselben in den beiden Kieferhälften nicht gleichmäßig erfolgt. Bei allen Exemplaren konnte ich feststellen, daß eine der beiden Seiten weiter entwickelt war als die andere, und zwar fand ich mit wenig Ausnahmen stets die Zahnleiste der rechten Seite weiter entwickelt als die linke. Dies zeigt sich sowohl in der Länge der Leiste — dieselbe war z. B. bei einem Exemplar links durch 26, rechts auf 30 Schnitten zu sehen — als auch in der Zahl der Zahnanlagen, welche bei allen von mir untersuchten Tieren in beiden Kieferhälften verschieden groß war.

Bei einer Froschlarve, deren linkes Vorderbein durchgebrochen ist, fand ich die Zahnleiste apikalwärts weiter entwickelt vor und an ihr vor den beiden oben beschriebenen ältesten Zahnanlagen 2—4 jüngere Keime, wie ich bei verschiedenen Exemplaren dieses Alters feststellen konnte. Einen ganz sicheren Anhalt für den Stand der Entwicklung geben die äußeren Merkmale nicht. So zeigte sich bei einem ziemlich gleichalterigen Frosch, dessen linkes Vorderbein ebenfalls durchgebrochen war, hinter der ältesten Zahnanlage, welche sich als solche durch ihre Größe vor den übrigen auszeichnete, am kaudalen Ende der Leiste, die wir in den ersten Stadien ziemlich gering entwickelt gefunden hatten, in größerem Abstände von dieser eine sehr junge Anlage ungefähr in der Höhe der Choane. Auf diesen Befund hin müssen wir, wie bereits oben vorausgeschickt wurde, sagen, daß (in Ergänzung der Angaben LIEBERTS) die Zahnleiste von dem Ort ihres ersten Entstehens nicht allein nach vorn, sondern auch kaudalwärts wächst und Zähne hervorbringt. Wenn auch in den ersten Stadien die Wachstumsrichtung in apikaler Richtung erfolgt und dort die ersten Zähne dicht nebeneinander sich anlegen, so setzt doch in späteren Entwicklungsstadien ein erhöhtes Wachstum der Zahnleiste in kaudaler Richtung ein.

In einem Stadium, das bereits beide Vorderbeine besitzt und die Larvenorgane bis auf den langen Schwanz verloren hat, tritt dies deutlicher hervor. Da dieses Stadium die rechts und links ungleiche Entwicklung der Zahnleiste und der Zahnanlagen illustriert, so möchte ich dasselbe näher beschreiben (Textfig. 9). In der linken Kieferhälfte, in der, wie schon betont wurde, die Zahnleiste sich meist weniger weit entwickelt findet als auf der rechten Seite, sind vor den beiden ersten Zähnen, die bereits durch ihre Größe und Lage zur Leiste auffallen, — sie haben bereits mit der Abscheidung des Zahnbeines und des Schmelzes begonnen — 3 junge zellige Anlagen vorhanden, ebenso fällt zwischen den beiden ersten Zähnen, dicht hinter dem vorderen gelegen, eine

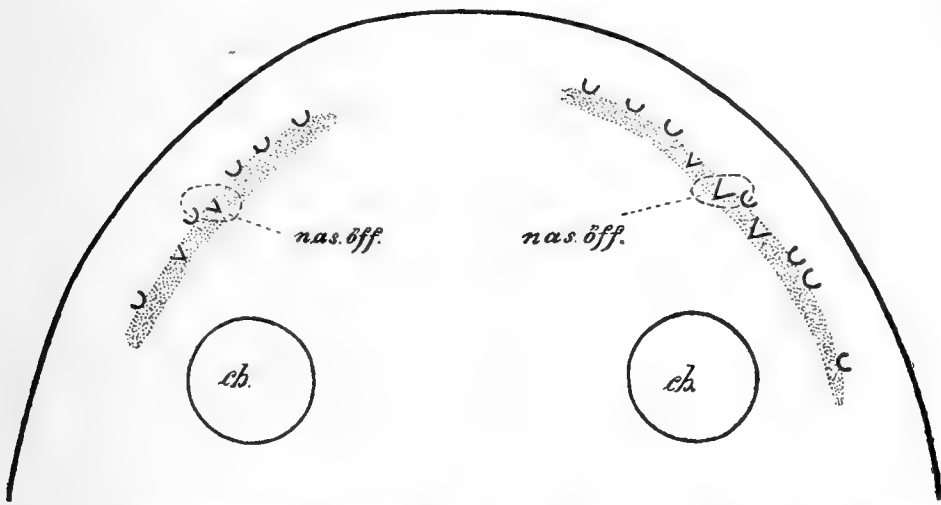


Fig. 9. Schematische Darstellung der Entwicklung der Zahnleiste und der Zahnanlagen bei einer Froschlarve, welche Vorder- und Hinterbeine sowie noch einen langen Schwanz besaß, die Hornkiefer dagegen verloren hatte. Das Schema stellt die verschieden weit entwickelte Zahnleiste und der vorhandenen Zahnanlagen in beiden Kieferhälften dar (s. Text). Die Zahnleiste ist punktiert. Die jüngsten, zelligen Zahnanlagen sind durch kleine Bögen, die älteren, welche mit der Abscheidung des Schmelzes und des Zahnbeines begonnen haben, durch Spitzen bezeichnet. *ch* Choane, *nas. öff.* Lage der äußeren Nasenöffnung.

junge Zahnanlage auf. Sucht man auf der Querschnittserie kaudalwärts gehend nach weiteren Anlagen, so findet man auf einer ziemlichen Anzahl von Schnitten nur die Zahnleiste vor; erst ungefähr vor der Mitte der Choane, kurz vor dem Schluß der Leiste tritt noch eine zellige Anlage auf, die der oben bei dem jüngeren Stadium erwähnten Zahnanlage an der Choane entspricht. Weiter entwickelt ist die Zahnleiste der rechten Kieferhälfte. Die Zahl der Keime vor den beiden ältesten Zähnen beträgt 4. Genau an derselben Stelle zwischen den beiden ersten Zähnen befindet sich die auch auf der linken Seite vorhandene, junge Anlage. Größer

ist der Unterschied, der uns in der Entwicklung der hinteren Partie der Leiste dieser Seite im Vergleich zur linken Hälfte entgegentritt. Die Zahnleiste ist bereits ein Stück über die Mitte der Choane hinausgewachsen. Die erste Zahnanlage in dieser Gegend, die schon bei jüngeren Exemplaren zu finden war, ist bereits weiter entwickelt, und vor ihr, zwischen ihr und dem ältesten Zahne, sowie auch hinter ihr fast am Ende der Leiste zeigt sich je eine ganz junge Anlage. Es wurden demnach in diesem Stadium links 7, rechts 10 Zahnanlagen konstatiert (Textfig. 9).

Die Zahnleiste tritt in allen diesen Stadien (abgesehen davon, daß sie in Bezug auf ihre Deutlichkeit noch großen Schwankungen ausgesetzt ist), in ihrem vorderen Teile vielmehr hervor als an dem hinteren Ende, was vielleicht mit der gedrängten Stellung der Zahnanlagen in der vorderen Partie zusammenhängt, da die Leiste mit jeder Anlage anschwillt, um dann langsam wieder an Ausdehnung abzunehmen. Ist die Zahnleiste dabei an und für sich schwach entwickelt, so erhält man den Eindruck, als ob die Zähne einzeln in der Schleimhaut entstehen, wie es frühere Autoren annahmen. Die meiste Berechtigung hatte diese Annahme bei der häufig sehr geringen Entwicklung der Leiste am kaudalen Teile, wo man plötzlich in ziemlicher Entfernung von den vorderen Keimen eine Zahnanlage findet, ohne eine Verbindung derselben mit einer fortlaufenden Leiste feststellen zu können.

Im Laufe der Metamorphose ist die Leiste (wie schon bei der Stadienbeschreibung erwähnt wurde) nach vorn und hinten weiter gewachsen. Das Vordringen in kaudaler Richtung zeigt sich auch noch auf späteren Stadien, wo wir die Leiste fast bis in den Mundwinkel verfolgen können. Nach der Mitte zu ist ihrem Wachstum bald ein Ziel gesetzt. Die Leiste wird nach der Mitte hin immer schwächer, und eine Verschmelzung mit der anderen Seite kann nicht stattfinden, da die Schleimhaut des Mundes in der Mitte dem Kiefer direkt anliegt. Beim erwachsenen Frosch zeigt der Kiefferrand median eine kleine Einkerbung und an dieser Stelle stehen keine Zähne.

Bevor ich in der Schilderung der weiteren Entwicklung des Gebisses beim Frosch nach der Metamorphose fortfahre, möchte ich einiges über das Wachstum des Einzelzahnes, insbesondere über die Abscheidung der festen Zahnsubstanzen und die Lageveränderung, einfügen.

O. HERTWIG (1874) hat hierüber genaue Beobachtungen angestellt: Die Abscheidung der festen Zahnsubstanzen ist bekannt-

lich ein Sekretionsprozeß und erfolgt in der Weise, daß die Epithelzellen den Schmelz und die Bindegewebspapille das Zahnbein liefern. O. HERTWIG fand Schmelz und Dentin stets gleichzeitig vor. Die Oberfläche des Schmelzes ist mit einem Oberhäutchen bedeckt, das nach O. HERTWIG, HUXLEY u. a. aus der Basalmembran der Schmelzzellen hervorgeht. „Mit dem Wachstum der Papille vergrößert sich im gleichen Maße auch die sie bekleidende Epithelmembran“, welche aber im Gegensatz zu den cylindrischen Zellen an der Zahnspitze nur kubische Zellform zeigt und keinen Schmelz mehr absondert, sondern nur die Form für den Zahnsockel herstellt. O. HERTWIG belegt diese Epitheleinhüllung des Zahnkeims mit dem Namen der Epithelscheide. Der Zahnsockel besteht aus Zement und ist nach ihm ebenfalls ein Sekretionsprodukt einer epithelartig angeordneten Schicht von Bindegewebszellen, die sich direkt in die Odontoblastenschicht fortsetzt; jedoch tritt die Verkalkung der homogenen Grundsubstanz des Sockels getrennt von der Bildung des Dentins auf, so daß zwischen Sockel und Dentin lange Zeit eine unverkalkte Zwischenzone bestehen bleibt.

Mit der Weiterentwicklung des Zahnes ist die Lageveränderung in der Richtung nach dem vorderen Kiefferrande verbunden. Der wachsende Zahnkeim schnürt sich hierbei von der Zahnleiste ab, wobei ihm ein Teil der Zellen folgt und eine Hülle um ihn bildet. Die Abschnürung wird indessen nie eine vollständige, indem selbst der völlig entwickelte Zahn durch eine Epithelbrücke, die von seiner Scheide ausgeht, mit der Ersatzleiste in Zusammenhang bleibt. Durch diese Lageveränderung entstehen auf den Schnittserien Bilder, von welchen O. HERTWIG sagt: „Man erblickt über der Anlage des Maxillare eine Zellwucherung, die Epithelleiste, und in einiger Entfernung vor ihr ein junges Zahnsplätzchen; dasselbe ist eingehüllt in eine Epithelscheide, welche mit dem Schleimhautepithel zusammenhängt und an der Verbindungsstelle eingeschnürt ist (Hals der Epithelscheide). Man könnte versucht sein das Bild so zu deuten, daß das junge Zähnchen nicht an der Ersatzleiste, sondern an Ort und Stelle entstanden sei. Diese Deutung läßt sich bei näherer Prüfung nicht aufrecht erhalten. An den Schleimhautstellen nämlich, wo schon weiter ausgebildete Zähnchen liegen, erblickt man nie, auch nicht auf jüngeren Stadien, aus Zellen allein bestehende Anlagen, welche man auf einer Reihe von Schnitten doch erhalten müßte, wenn Anlagen sich an diesen Stellen entwickelten. Dieselben findet man vielmehr stets nur an der Kante der Ersatzleiste.“

Ein junger Frosch, der bis auf einen kurzen Schwanzstumpf die Metamorphose beendet hat, zeigt ein ähnliches, nur weiter entwickeltes Bild als das zuletzt beschriebene Stadium. Es ist hier zu bemerken, daß mit der Umbildung des Kopfes eine kleine Verschiebung in der Lagebeziehung der Zähne eingetreten ist, insofern als die Choane sich vergrößert und auch das Auge sich nach vorn geschoben hat, so daß wir die ältesten Zähne auf Querschnitten in der Höhe der Choane und die distalen Zahnanlagen vor dem Auge finden, während sie auf früheren Stadien vor den genannten Stellen lagen. Die Entwicklung der Zähne geschieht in diesem Alter noch vorwiegend im apikalen Teil der

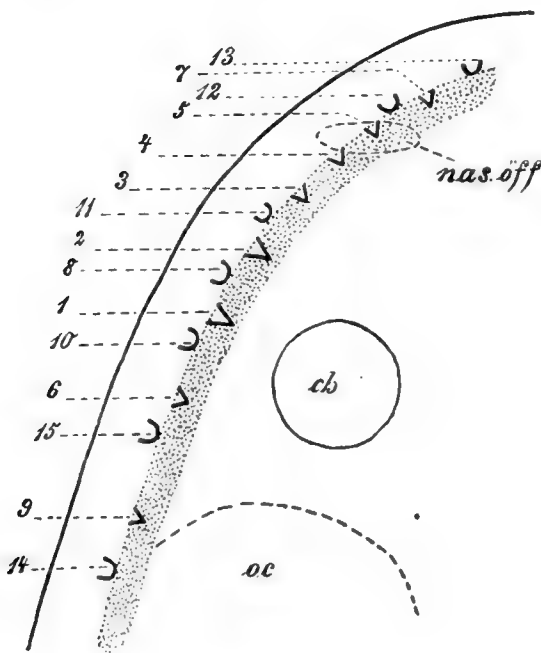


Fig. 10. Schema der Bezahnung eines jungen Frosches, der bis auf einen kurzen Stumpf den Schwanz verloren hat. Die Zähne sind mit Zuhilfenahme einer Anzahl jüngerer Stadien in der Reihenfolge, wie sie sich anlegen, mit den Zahlen 1—15 bezeichnet. Erklärung der Fig. s. bei Fig. 11. oc Lage des Auges.

Leiste. Ich zähle im ganzen in einer Kieferhälfte 15 Zahnanlagen, von denen 8 bereits in Verkalkung begriffen sind. Den beiden ältesten Zähnen an der Choane stehen 4 am vorderen Teil der Leiste befindliche Anlagen wenig in der Entwicklung nach; ebenso zeigen zwei hinter der Choane liegende Zahnkeime, von denen der vordere in Höhe des hinteren Randes der Choane, der letzte wenig vor dem Auge liegt, bereits Differenzierungen. Hierzu sind am vorderen Ende 3 neue Anlagen gekommen, von denen 2 in der Nähe der Mitte, die dritte vor den ältesten Zähnen sich findet. Das kaudale Ende der Leiste ist bis in die Höhe des

Auges verfolgbar und trägt an seinem Ende eine neue zellige Anlage. Desgleichen zeigt sich zwischen Choane und Auge eine weitere Zahnanlage zwischen den beiden hier liegenden in Verkalkung begriffenen Zähnen. Wenn diese 7 jüngeren Zähne auch nicht gleichaltrig sind mit den ersten 8, die wir schon auf früheren Stadien sahen, so ist doch nicht angängig sie etwa als eine zweite Zahngeneration anzusehen, denn auf wenig älteren Stadien haben

sie sich bereits so weit entwickelt, daß sie den älteren Zähnen wenig nachstehen und die Lücken zwischen denselben nach dem Durchbruch derselben bald ausfüllen (Textfig. 10).

Bei einem $\frac{3}{4}$ Jahre alten Frosch treten die Zähne, wie dies O. HERTWIG schon erwähnt, in Verbindung mit dem Kieferknochen. Ich finde bei einem solchen Exemplar bereits 12 Zähne, welche an ihrer Basis mit dem Knochen verwachsen sind und an ihrer Spitze die Schleimhaut durchbrochen haben; sie bilden mit 3 Zähnen, welche eben mit dem Kieferknochen verwachsen wollen und deren Durchbruch bereits bevorsteht, die erste funktionierende Zahnserie. Im ganzen erhalten wir folgendes Bild (Textfig. 11): Ich zähle bis zur Choane 8 Zähne, welche durchgebrochen sind, und die Entwicklung beendet haben. Hinter der Choane, zwischen ihr und dem Auge, befinden sich 2 Zähne dieses Alters, davon ist einer im Durchbruch begriffen. Endlich liegen in Augenhöhe bereits 3 auf dem Knochen befestigte Zähne. Die Zahnleiste zieht sich in diesem Stadium fast bis in die Mundspalte hinein; sie zeigt besonders in ihrem kaudalen Teile jüngere Zahnanlagen. Hier treten die jungen Anlagen zu zweien oder dreien zwischen den bereits in Funktion befindlichen Zähnen auf, welche, wie die Textfig. 11 zeigt, noch in größeren Abständen voneinander stehen. Im Ganzen konnte ich in dieser Kieferhälfte 17 solche junge verkalkte

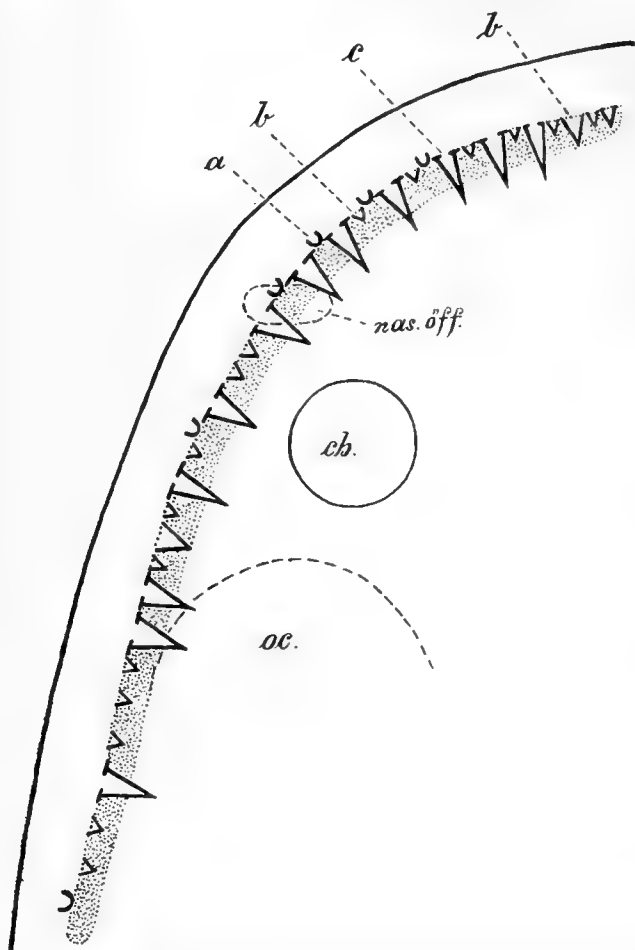


Fig. 11. Schema der Bezeichnung eines $\frac{3}{4}$ -jährigen Frosches (s. Text). Die Zahnleiste ist punktiert dargestellt. Die Zähne sind nach ihrem Alter unterschieden. Es bedeutet *a* zellige Anlage, *b* in Verkalkung begriffene Zähne, die je nach der gezeichneten Größe in der Entwicklung verschieden weit fortgeschritten sind, *c* ausgebildete Zähne, welche mit dem Knochen verwachsen sind und die Schleimhaut durchbrochen haben.

Anlagen zählen, die dazu bestimmt sind in die Lücken einzurücken, besonders am distalen Ende der Leiste. Zu diesen gesellen sich bei diesem Exemplar noch 6 junge unverkalkte Anlagen, die zumeist in der Nähe der Choane liegen, zum Teil auch am vorderen und am hinteren Ende der Leiste sich finden (Textfig. 11).

Wir erkennen in diesem Stadium bereits die vermehrte Zunahme der Zähne am hinteren Teil der Leiste, welche in den folgenden Stadien noch anhält. Bei einem fast einjährigen Frosch, der in jeder Kieferhälfte ungefähr 25 ausgewachsene Zähne besitzt, liegt nahezu die Hälfte derselben in der Höhe des Auges, ebenso sind die jüngeren Zahnanlagen in der hinteren Hälfte der Zahnleiste bedeutend zahlreicher als in der vorderen Hälfte.

Das Zahnsystem gewährt von hier an immer dasselbe Bild. Es treten bei der Durchsicht der Schnittserien zwischen den festgewachsenen Zähnen an der dahinter liegenden Zahnleiste bald eine bald zwei Zahnanlagen auf, die verschieden alt sind und in die Reihe der funktionierenden Zähne einrücken oder sie ersetzen. Die Zahl der funktionierenden Zähne geben die Autoren auf ungefähr 50 in jeder Kieferhälfte des ausgewachsenen Frosches an.

Was die Beziehungen der Zahnentwicklung der Anuren zu der Zahnentwicklung der Säugetiere betrifft, so hat schon O. HERTWIG auf folgende Aehnlichkeiten und Unterschiede aufmerksam gemacht: „Die Entwicklung der ersten Zähne bei den Anuren gleicht im allgemeinen derjenigen der Säugetiere. Wie dort entsteht zuerst am Kiefferrand eine Epithelleiste (der sogenannte Schmelzkeim), unsere Ersatzleiste (Zahnleiste). An der Kante derselben bilden sich die Zahnanlagen. Während dieselben aber bei den Säugetieren sich vom Dentinkeim völlig abschnüren, indem sie vom Bindegewebe umwuchert werden (Zahnsäckchen, Schmelzorgan), schnüren sie sich bei den Anuren nur teilweise von der Ersatzleiste ab, indem eine relativ breite Epithelbrücke sich bei ihnen erhält.“

Es bleibt noch die Frage offen, wie das Gebiß der Säugetiere, welches nur eine relativ geringe Zahl von Zähnen enthält¹⁾, zu

1) Wie HAECKEL in seiner Systematischen Phylogenie (Berlin 1895, p. 448 und 476) angibt, lassen sich die Gebisse der placentalen Säugetiere auf eine gemeinsame Ausgangsform zurückführen, nämlich auf das Gebiß der Vorfahren aus der ältesten Tertiärzeit,

der viel reichlicheren Bezahnung der Amphibien und Reptilien in Beziehung zu setzen ist. — Wir haben beim Frosch gesehen, daß zuerst nur eine geringe Zahl von Zähnen auftritt; diese könnten der ersten Dentition, also dem Milchgebiß der Säugetiere entsprechen. Beim Frosch erscheinen dann neue Zähne in großer Zahl, welche teils hinter oder neben den schon bestehenden Zähnen gebildet werden, teils auch an dem medialen und lateralen Ende der Zahnleiste entstehen. Eine scharfe Scheidung in mehrere Dentitionen ist nicht vorhanden; die neu entstehenden Zähne reihen sich zwischen die vorhandenen Zähne ein. Ähnlich verhält es sich bei den Reptilien, bei welchen ebenfalls eine Trennung in zwei oder mehrere Dentitionen nicht möglich ist. Wahrscheinlich ist eine deutliche Scheidung der beiden Dentitionen erst innerhalb des Säugetierstammes allmählich entstanden.

Eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Säugetieren zeigt die Entwicklung der Leiste und das Auftreten der Zähne beim Frosch auch insofern, als die Zahnleiste von der Stelle ihrer ersten Anlage sowohl medianwärts als auch lateralwärts weiterwächst und das laterale Wachstum später einsetzt, so daß beim Frosch nach der Bildung der ersten Zähne die Zahnleiste in kaudaler Richtung sich weiter entwickelt und hier noch viele neue Zähne entstehen; in ähnlicher Weise bilden sich an der Zahnleiste beim Menschen und manchen höheren Säugetieren nach der Anlage des Milchgebisses nicht allein die Ersatzzähne der Milchzähne, sondern lateralwärts noch neue Zahnanlagen, aus welchen die weiter hinten gelegenen Backzähne entstehen.

Die Zahnleiste der Kröte.

Bei der Kröte, welche keine Zähne hat, aber, wie wir gesehen haben, von zahntragenden Formen abstammt, fand ich durch den Vergleich mit den gleichalterigen Stadien vom Frosch an der Stelle,

welches folgende Zahlen zeigte: Im Milchgebiß 32 Zähne, d. h. jederseits in jedem Kiefer 3 Schneidezähne, 1 Eckzahn und 4 Prämolaren, im bleibenden Gebiß 44 Zähne, d. h. jederseits in jedem Kiefer die Ersatzzähne der obengenannten Zähne und dazu noch 3 Molaren. — Aeltere Säugetiere besaßen eine noch größere Zahl von Zähnen. Manche triassische und jurassische Säugetiere hatten 64—80 Zähne. Aber auch diese Zahlen bleiben hinter den Zahnzahlen vieler Amphibien und Reptilien noch weit zurück.

welche der Zahnleiste des Frosches entspricht, eine leistenartige Verdickung des Epithels vor, die ich infolge ihrer Lage, ihrer Gestalt und Ausdehnung als Rest der Zahnleiste ansprechen möchte. Die theoretische Vermutung, von welcher oben die Rede war (p. 527), fand also ihre empirische Bestätigung.

Wir hatten bei *Rana* gefunden, daß die Zahnleiste bereits vor der Beendigung der Metamorphose auftritt und zu derselben Zeit auch die ersten Zähne sich anlegen. In den ersten Stadien trat uns die Zahnleiste des Frosches als eine durch eine geringe Anzahl von Schnitten verfolgbare Epithelverdickung entgegen, die bei Tieren mit spärlichem Zellmaterial oft bis zum Verschwinden klein war. Sie begann in diesen Stadien ein Stück vor den Choanen und endigte ein wenig von der Medianebene entfernt. Bei den mit reichlichem Zellmaterial ausgerüsteten Tieren stellte sich die Zahnleiste in ihrem vorderen Teile als eine ziemlich bedeutende, gleichmäßig dicke Epitheleinsenkung dar (Textfig. 7), die an ihrem hinteren Ende, wo in der ersten Zeit keine Zahnanlagen zu finden sind, geringer ist und als eine mehr abgeflachte Erhebung erscheint (Textfig. 8). Im Gegensatz zu dem durch geringes Zellmaterial ausgezeichneten Tieren fanden wir bei dem eben erwähnten Exemplare eine deutliche Zahnfurche (Textfig. 7). Mehrfach wurde gezeigt, daß bei demselben Frosch die Entwicklung der Zähne und der Zahnleiste auf den beiden Seiten nicht gleichmäßig fortgeschritten war, was sich in der Zahl der Zähne und der Ausdehnung der Leiste kund gab. In der Mehrzahl der Fälle war die rechte Hälfte weiter entwickelt.

Dieselben Erscheinungen konnte ich bei der Kröte beobachten. Ich fand nicht bei allen Tieren die Reste der Zahnleiste, was durch die Beobachtungen beim Frosch sich erklären läßt. Was sich als Zahnleiste in der Ontogenie der Kröte vorübergehend noch findet, ist nur jene erste Epithelverdickung, die ein Stück vor der Choane beginnt und nach vorn zu eine Strecke weit sich verfolgen läßt, ohne die Mitte zu erreichen. Oft ist diese Erhebung nur auf wenigen Schnitten zu sehen, und zwar stets dann an jener Stelle, wo, wie ich schon beim Frosch anführte, die Zahnleiste zuerst sich anlegt: nämlich ein Stück vor der Choane. Wie beim Frosch finde ich diese Epithelverdickung, die der Leiste des Frosches entspricht, schon bei Krötenlarven, deren eines Vorderbein durchgebrochen ist; — es ist bei der Kröte das rechte Bein, während beim Frosch das linke zuerst durchbricht. Die Larven besaßen noch die Hornkiefer, deren Abstoßung aber nahe bevorstand. Diese Stadien sind

jedoch wenig geeignet, sicheren Aufschluß über das Vorhandensein der Leiste zu geben, da diese rudimentäre Zellerhebung sich an dem in Umwandlung begriffenen Larvenmund bei der Masse des Zellmaterials nur schwer erkennen läßt. Besser zeigen sich die Reste der Zahnleiste in den letzten Stadien der Metamorphose, wo die Larvenorgane verschwunden sind und die Umbildung des Kopfes ziemlich beendet ist. Auf dieser Stufe der Entwicklung habe ich bei Kröten mit 4 Beinen, die den Schwanz noch in ganzer Länge besaßen oder die Metamorphose bis auf einen kurzen Schwanzstumpf beendet hatten, die Zahnleiste an den vermuteten Stellen deutlich finden können.

Eine Krötenlarve, welche die Hornkiefer verloren und die eben angegebene Stufe der Entwicklung erreicht hat, zeigt uns alle Merkmale, die wir bei der Entwicklung der Zahnleiste bei *Rana* gefunden hatten. Wie schon gesagt, kann es sich bei dem rudimentären Charakter der Leiste auch in diesem Stadium nur um die primäre Epithelverdickung handeln, also jene Erhebung, die vor der Choane beginnt und sich durch eine geringe Zahl von Schnitten apikalwärts hinzieht. Wie bei *Rana* ist die Entwicklung und Ausdehnung der Leiste in den beiden Kieferhälften verschieden groß. Bei einem Exemplar dieses Alters war die Leiste auf der linken Seite größer als auf der rechten; die Zahl der Schnitte, welche die Leiste zeigten, betrug in der linken Kieferhälfte 26, in der rechten 17. Die Schnitte hatten eine Dicke von 10 μ . (Ich habe von diesem Stadium nur Sagittalschnitte verwenden können, da diese Schnittrichtung bei dem etwas breiten Kopfe in den vorderen Teilen wahre Querschnitte des Kiefers liefert.) Auf einer solchen Schnittserie enthalten die Schnitte, welche die äußeren Nasenlöcher treffen, die Stelle, welche am wahrscheinlichsten die rudimentäre Leiste zeigt. Hier beginnt die Epithelverdickung allmählich und nimmt auf den ersten Schnittbildern bald die Gestalt an, wie sie Fig. 16 auf Taf. XXV zeigt. Vergleicht man ein solches Bild mit dem eines Frosches in demselben Alter (Taf. XXV, Fig. 17), so fällt die große Uebereinstimmung auf, die sich nicht nur in der Lage zum Knochen, sondern auch in der Gestalt der Epithel-einsenkung dokumentiert. Wir finden auf der Mehrzahl der Schnitte eine abgeflachte Einsenkung (Textfig. 12), die völlig dem Bild entspricht, welches uns die Zahnleiste einer mit reichlichen Zellmaterial versehenen Froschlarve an ihrem kaudalen Ende gibt (Textfig. 8). Im apikalen Teil der Epitheleinsenkung finden sich Schnittbilder, welche die Leiste ein wenig zugespitzt zeigen

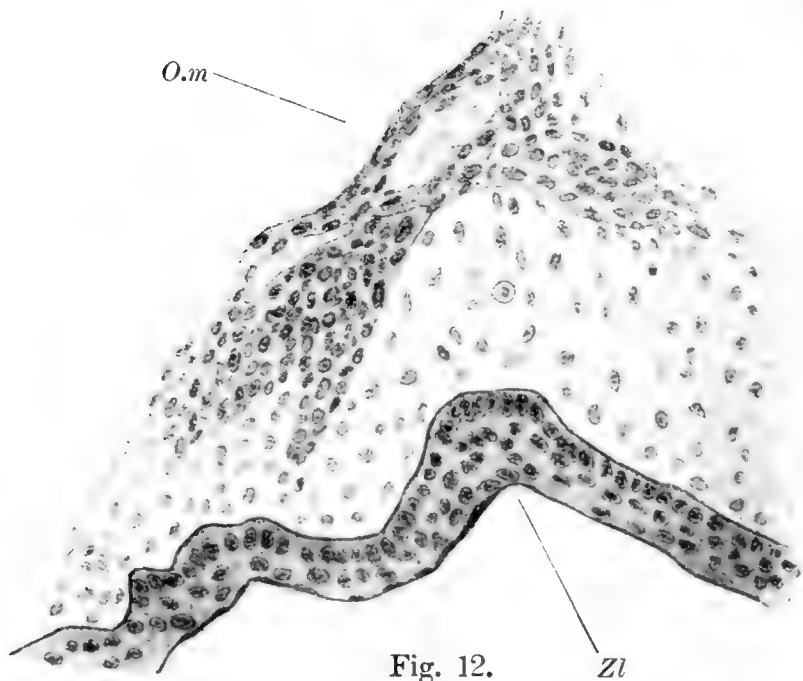


Fig. 12.

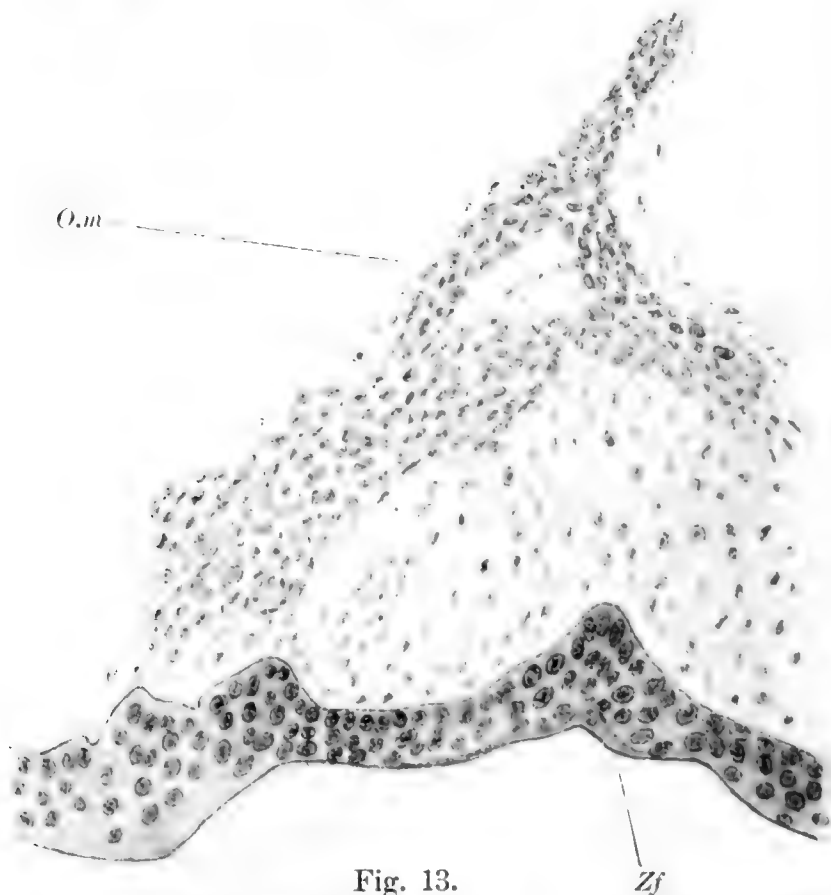


Fig. 13.

Fig. 12 u. 13. *Bufo vulgaris*. Larve mit Vorder- und Hinterbeinen und langem Schwanz. Hornkiefer abgeworfen (dasselbe Stadium wie Taf. XXV, Fig. 16).

Fig. 12, Sagittalschnitt, zeigt die deutlich abgeflachte Zahnleiste der Kröte, auf einem mehr median gelegenen Schnitte als Tafelfig. 16 (zum Vergleich dient Textfig. 8 von *Rana*). 260 : 1.

Fig. 13. Sagittalschnitt. Zahnleiste der Kröte, am vorderen Ende getroffen, zugespitzt mit deutlicher Zahnfurche (*Zf*) (vergl. Textfig. 14 von *Rana*). 260 : 1.

(Textfig. 13), so daß sie fast den Bildern jener Teile der tätigen Zahnleiste beim Frosch entsprechen, die zwischen den Zahnanlagen auf den Schnittserien zu sehen sind (Textfig. 14). Die Zellen der Epithelerhebung unterscheiden sich kaum durch ihre Gestalt von der angrenzenden untersten Schicht der Epithelzellen; manchmal glaubte ich, wie es Textfig. 12 wiedergibt, eine gewisse, parallele Anordnung der Kerne wahrzunehmen, d. h. diese Zellenlage war einem Cylinderepithel ähnlich. Das Bindegewebe, das die Fähigkeit verloren hat, eine Papille hervorzubringen, zeigt unter der Epithelverdickung keine deutliche Zellenvermehrung, jedoch ließ sich an

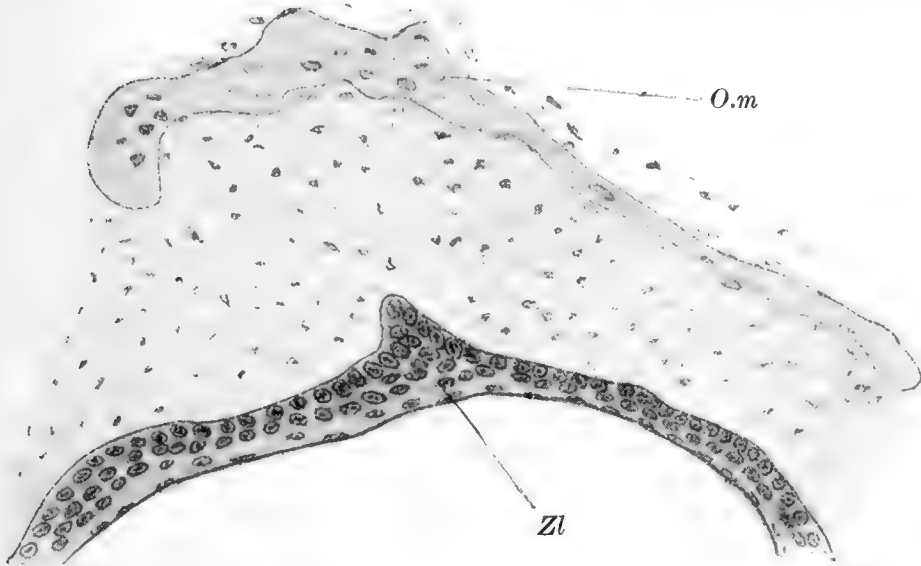


Fig. 14. *Rana fusca*. Larve mit Vorder- und Hinterbeinen und langem Schwanz; Hornkiefer abgeworfen (dasselbe Stadium wie Taf. XXV, Fig. 17). Sagittalschnitt, stellt die Zahnleiste zwischen 2 Zahnanlagen dar (zum Vergleich mit Textfig. 13). 260 : 1.

der Richtung der etwas länglichen Kerne und Zellen eine Strichrichtung vom Knochen gegen diese Partie der Schleimhaut beobachten, wie sie auch an der Zahnleiste des Frosches sich findet. Vor der Leiste in der Richtung nach dem vorderen Ende des Kieferknochens ist noch eine andere, unregelmäßige Verdickung der Schleimhaut zu bemerken, die hier ebenfalls eine seichte Einbuchtung besitzt (Textfig. 12). Diese Stelle entspricht einer ähnlich aussehenden Stelle beim Frosch; es ist der Ort, wo, wie O. HERTWIG beobachtete, der Froschzahn bei seinem Wachstum mit seiner Epithelhülle mit der Schleimhaut in Verbindung tritt und später durchbricht (Taf. XXV, Fig. 16 u. 17 *).

Bei einer Kröte, die bis auf einen kurzen Stumpf des Schwanzes die Gestalt des erwachsenen Tieres angenommen hat, konnte ich ebenfalls auf einer Sagittalschnittserie, auf Schnitten, welche die

äußere Nasenöffnung zeigten, zum letzten Male die geringe Erhebung, die ich als Reste der Zahnleiste der Kröte deute, durch wenige Schnitte verfolgen (Taf. XXV, Fig. 11).

Auf den Schnittserien von nur wenig älteren Stadien ist von dieser Epithelverdickung nichts mehr wahrzunehmen. Das Epithel zeigt, wie es Fig. 15 auf Taf. XXV von einer ganz jungen fertigen Kröte lehrt, einen gleichmäßigen Verlauf über den Knochen, der sehr nahe unter der Schleimhaut liegt.

Im Unterkiefer war eine Zahnleiste nicht zu finden. Es ist dies begreiflich, da die Zähne des Unterkiefers bei den Batrachiern seit viel längerer Zeit verschwunden sind als die Oberkieferzähne. Der Unterkiefer ist ja bei nahezu allen Anuren unbezahnt (vergl. p. 525).

Die Auffindung der Zahnleiste im Oberkiefer der Kröte bildet einen neuen Beweis für die Richtigkeit des biogenetischen Grundgesetzes.

Herrn Prof. H. E. ZIEGLER bin ich für die Anregung zu diesen Untersuchungen, sowie für das stete Interesse an meiner Arbeit zu wärmstem Dank verpflichtet.

Jena, Zoologisches Institut, September 1905.

Literatur

über die Glandula intermaxillaris und die Rachendrüse.

- 1) BORN, G., Ueber die Nasenhöhle und den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrbuch, Bd. II, 1876.
- 2) ECKER u. WIEDERSHEIM, Die Anatomie des Frosches. 3. Aufl., bearb. von E. GAUPP, Braunschweig 1896—1902.
- 3) GAUPP, E., Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. XIV, 1888.
- 4) HINSBERG, V., Die Entwicklung der Nasenhöhle der Amphibien. Teil I u. II. Anuren und Urodelen. Archiv f. mikroskop. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Bd. LVIII, 1901.
- 5) LEYDIG, F., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.
- 6) REICHEL, P., Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. VIII, 1883.
- 7) SCHULZE, F. E., Die Geschmacksorgane der Froschlarven. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. VI, 1876.
- 8) — Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Mitteilung. Ueber das Epithel der Lippen, der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle erwachsener Larven von *Pelobates fuscus*. Abhandlungen der K. Preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1888. II. Mitteilung. Skelett, Muskulatur, Blutgefäße, Filterapparat, respiratorische Anhänge und Atmungsbewegungen erwachsener Larven von *Pelobates fuscus*. Ebenda 1892.
- 9) WIEDERSHEIM, R., Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII, 1876.

Literatur

über die Zahnleiste der Amphibien.

- 1) HEINECKE, Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIII, 1873.
 - 2) HERTWIG, O., Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XI, Suppl.-H., 1874.
 - 3) LIEBERT, J., Die Metamorphose des Froschmundes. Inaug.-Dissert. Leipzig, 1894.
 - 4) ROESE, C., Ueber die Zahnleiste und die Eischwiele der Saurosiden. Anat. Anz., 7. Jahrg., 1892.
 - 5) — Beiträge zur Zahnentwicklung der Schwanzmolche. Morph. Arbeiten, Bd. IV, 1895.
 - 6) SIRENA, S., Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. Verh. d. phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg, 1871.
-

Tafelerklärung.

Erklärung der für die Tafeln gültigen Bezeichnungen.

<i>A</i> Auge	<i>Nz</i> Nebenzotte nach F. E. SCHULZE
<i>Ch</i> Choane	<i>Ok</i> Oberkiefer
<i>Dv</i> Divertikel der Mundhöhle	<i>O.m.</i> Os maxillare
<i>Gh</i> Gehirn	<i>Rd</i> Rachendrüse
<i>Gli</i> Glandula intermaxillaris	<i>R.n.trig</i> Ramus nasalis N. trig.
<i>K</i> Kiemen	<i>S</i> Choanensegel
<i>Kn</i> Knorpel	<i>Uk</i> Unterkiefer
<i>Mh</i> Mundhöhle	<i>Ul</i> Unterlippe
<i>N</i> äußere Nasenöffnung	<i>Vo</i> Vomer
<i>Nd</i> untere Nasendrüse	<i>Zf</i> Zahnfurche
<i>Nh</i> Nasenhöhle	<i>Zg</i> Zunge
<i>Ns</i> knorpelige Nasenscheidewand	<i>Zl</i> Zahnleiste

Tafel XXIV.

Fig. 1—6. *Bufo vulgaris*. Larve mit gut entwickelten Hinterbeinen, die Vorderbeine sind noch nicht durchgebrochen. Sagittalschnittserie. Die Schnitte folgen einander in seitlicher Richtung. Zeiß, Obj. A, Komp.-Okul. 4. 67 : 1.

Fig. 1. Schnitt in der Medianebene. Unter der knorpeligen Nasenscheidewand findet sich die Schleimhautquerfalte *, hinter welcher sich auf den seitlichen Schnitten die Intermaxillardrüse anlegt (vergl. Fig. 7 von *Rana*).

Fig. 2. Schnitt dicht neben der Medianebene mit dem R. nasalis N. trig., welcher neben der Nasenscheidewand herabsteigt und die Intermaxillardrüse sowie die Schnauzenspitze versorgt. Unter der Nasenscheidewand die ersten Follikel und ein Teil des medialen Ausführungsganges.

Fig. 3. Schnitt dicht vor der Choane mit dem lateralen Drüsenlappen (*Gli*), welcher sich über der tiefsten Stelle der Einsenkung befindet.

Fig. 4. Schnitt durch den medialen Teil der Choane. Vor der Choane unter dem Knorpel die Follikel des lateralen Drüsenlappens. Hinter dem Nasenepithel das Segel (*S*), welches die Choane nach hinten abgrenzt. In der Schleimhaut hinter dem Segel die Anlage des medialen Teiles der Rachendrüse (*Rd*). Bei *Nz* quergetroffene Schleimhautfalte (Nebenzotte F. E. SCHULZE). Die Schleimhautpartie zwischen dem Segel und dieser Falte rückt auf dem nächsten Schnitt in die Nase hinein.

Fig. 5. Schnitt durch die äußere und innere Nasenöffnung. Rachendrüschenanlage (*Rd*) unter dem Segel (*S*) befindet sich in der Mitte der hinteren Wand der Nasenhöhle, welche von der Schleimhautpartie zwischen Segel (*S*) und Schleimhautfalte (*) gebildet wird.

Fig. 6. Schnitt seitlich der Choane durch den lateralen Teil der Nase. Das Segel hat sich mit der Wand der Nasenhöhle verbunden; hinter demselben die Anlage eines Rachendrüsens. * angeschnittenes Munddivertikel.

Fig. 7. *Rana fusca*. Larve mit gut entwickelten Hinterbeinen, noch ohne Vorderbeine. Sagittalschnitt durch die Medianebene. Unter der Nasenscheidewand (*Ns*) die Gaumenquerfalte *, hinter welcher sich die Anlage der Intermaxillardrüse befindet (vergl. Bufo, Fig. 1). Zeiß, Obj. A, Komp.-Ok. 4. 67 : 1.

Fig. 8. *Rana fusca*. Larve mit gut entwickelten Hinterbeinen, noch ohne Vorderbeine. Sagittalschnitt durch die Choane zeigt hinter dem Segel (*S*) die Anlage eines Rachendrüsens (*Rd*), welches seinen Ursprung beim Frosch von der queren, leistenartigen Verdickung * nimmt. Zeiß, Obj. A, Komp.-Ok. 4. 90 : 1.

Fig. 9. *Rana fusca*. Junges, ausgebildetes Tier. Sagittalschnitt durch den medialen Teil der Rachendrüse. Vor dem Vomer (*Vo*) ein kurzer flimmernder Ausführungsgang * dieser Drüse. Zeiß, Obj. D, Komp.-Ok. 4. 347 : 1.

Tafel XXV.

Fig. 10. *Bufo vulgaris*. Larve in Metamorphose, rechtes Vorderbein durchgebrochen. Sagittalschnitt des Kopfes durch die äußere (*N*) und innere Nasenöffnung (*Ch*). Die Schleimhautpartie zwischen Segel (*S*) und Querfalte (Nebenzotte F. E. SCHULZE) [*NZ*] ist teilweise der Mundhöhle zugekehrt. * Reste des Larvenmundes. Zeiß, Obj. A, Okul. 2. 87 : 1.

Fig. 11—13. *Bufo vulgaris*. Kröte, welche bis auf den kurzen Schwanzstumpf die Metamorphose beendet hat. Sagittalschnittserie. Fig. 11, 12, 13 folgen einander in seitlicher Richtung und zeigen die Verschiebung an der Choane, wo der Rest des Segels (*S*) stets am unteren, hinteren Rande der Choane liegt. Mundhöhle mit Flimmerung. Zeiß, Obj. A, Okul. 2. 87 : 1.

Fig. 11. Schnitt durch die äußere und innere Nasenöffnung. Die Schleimhautpartie hinter dem Rest des Segels (*S*) nimmt in ihrer ganzen Ausdehnung an der Begrenzung der Mundhöhle teil. Nebenzotte F. E. SCHULZE ist bereits verschwunden. Rachendrüse mündet in die Mundhöhle. Der Schnitt zeigt unter dem Os maxillare (*Om*) den letzten Rest der Zahnleiste (*Zl*), welche auf Sagittalschnitten am sichersten auf Schnitten, welche die äußere Nasenöffnung treffen, zu sehen ist.

Fig. 12. Schnitt seitlich von Fig. 11 liegend. Rachendrüse (*Rd*) mündet in die Mundhöhle, vor der Drüse der Rest des Segels (*S*).

Fig. 13. Schnitt seitlich von Fig. 12 liegend, am lateralen Rande der Choane. Vor dem Rest des Segels (*S*) die Follikel und Mündung der unteren Nasendrüse, hinter dem Segel ein Follikel eines Rachen-drüschens.

Fig. 14. *Bufo vulgaris*, junge Larve, noch ohne Extremitäten und Hornkiefer, mit Saugnapf und Resten der äußeren Kiemen. Sagittalschnitt durch die Choanengegend. Das Nasenepithel hat die Mundhöhle erreicht. Entstehung der Choane und des Segels (*S*). Hinter der Durchbruchstelle des Nasenepithels nach der Mundhöhle (*Ch*) zeigt die Mundschleimhaut eine Einbuchtung, deren vorderer Teil zum Segel (*S*) wird, welches die Choane nach der Mundhöhle hin abschließt. Zeiß, Obj. A, Okul. 4. 90:1.

Fig. 15. *Bufo vulgaris*, junges fertiges Tier. Sagittalschnitt medianwärts der Choane durch die Mündung der Intermaxillardrüse mit dem flimmernden Hauptausführungsgang des mittleren Drüsenlappens. Die Mundschleimhaut besitzt Flimmerepithel bis *. Obj. (Leitz) 3, Komp.-Okul. 4 (Zeiß).

Fig. 16. *Bufo vulgaris*, Larve mit Vorder- und Hinterbeinen und langem Schwanz. Hornkiefer abgeworfen. Choanensegel (*S*) noch vollständig erhalten. Sagittalschnitt des Kopfes durch die mediale Wand der Choane. Unter dem Os maxillare (*O.m*) die Zahnleiste, nach der Schnauzenspitze hin unter dem vorderen Ende des Knochens eine zweite unregelmäßige Erhebung * (vergl. Fig. 17 von *Rana*). Zeiß, Obj. A, Okul. 2. 87:1.

Fig. 17. *Rana fusca*, Larve mit Vorder- und Hinterbeinen mit langem Schwanz. Hornkiefer abgeworfen. Choanensegel vollständig verschwunden. Sagittalschnitt des Kopfes durch die mediale Choanenwand. Unter dem Os maxillare (*O.m*) ist die Zahnleiste (*Zl*) quergetroffen; nach der Schnauzenspitze hin bemerkt man unter dem Knochen eine geringe Einbuchtung der Schleimhaut *: es ist die Stelle, wo die Zähne zum Durchbruch kommen. (Das Schnittbild dient zum Vergleich mit Fig. 16 von der Kröte.) Zeiß, Obj. A, Okul. 4. 90:1.

Ueber das Kiefergelenk der Monotremen.

(Zweite Folge einer Reihe von Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Gelenke.)

Von

Dr. Wilhelm Lubosch,

Privatdozenten und Assistenten am anatomischen Institut der Universität Jena.

Hierzu Tafel XXVI—XXIX und 5 Figuren im Text.

Es geschieht aus ganz bestimmtem Anlaß, daß ich von der Darstellung des Kiefergelenkes der Säugetiere die vorliegende Abhandlung als besonderen Teil veröffentliche. Dieser Anlaß ist das große Interesse, das die Frage gegenwärtig wieder erweckt, ob das Kiefergelenk der Säugetiere ein Neuerwerb oder ein Homologon des Kiefergelenkes der übrigen Gnathostomen sei. In dieser Frage irgend eine auf selbständigen Untersuchungen beruhende Ansicht zu äußern, kann nicht Aufgabe dieser Abhandlung sein; denn wer hierin etwas Neues sagen oder sich, unter Widerlegung aller Gegner, einer älteren Anschauung anschließen will, der muß über Erfahrungen verfügen, wie sie der vorliegenden Abhandlung noch nicht zu Grunde liegen. Der Erwerb solcher Erfahrungen ist allerdings mein Ziel; und daß eine Lösung des erwähnten, schweren Problems durch methodische Untersuchungen auf einem bisher nicht betretenen Wege möglich ist, das glaube ich meinen Arbeiten über das Kiefergelenk der Säugetiere schon jetzt entnehmen zu können. Noch vom Ziele entfernt, habe ich dennoch bereits jetzt gesehen, daß sich hier auf Schritt und Tritt neue Verhältnisse offenbaren, deren morphologische Würdigung nicht ganz bedeutungslos sein dürfte.

Das Kiefergelenk der Monotremen, dessen Kenntnis natürlich völlig unerläßlich für meine weiteren Arbeiten war, ist nun noch niemals Gegenstand einer anatomischen Darstellung gewesen; und gerade dieses Gelenk wird eine große Rolle bei der Vergleichung der Kiefergelenke spielen müssen. Mag man annehmen, daß in

dem Gelenke der Säugetiere das Quadratoartikulargelenk der Sauropsiden wiederkehre, oder mag man in ihm eine neue Gliederung am Kieferbogen erkennen: in jedem Falle wird es lehrreich sein zu wissen, wie das Gelenk derjenigen Säugetiere gebaut ist, die der Wurzel des Säugetierstammes am nächsten stehen. Diese Kenntnisse zu vermitteln ist der Zweck meiner Abhandlung.

Jede anatomische Erfahrung, die zu mehr dienen will als zu Registrierarbeit, bedarf einer Beurteilung des gesetzmäßigen Zusammenhanges, in dem sie mit anderen Erfahrungen steht. Eine wissenschaftliche Beschreibung des Kiefergelenkes der Monotremen hat daher außer einer Systematischen Darstellung (Teil I) auch eine Vergleichende Darstellung (Teil II) zu liefern, deren vornehmster Zweck es ist, die genetischen Beziehungen zwischen dem Gelenk von *Echidna* und dem von *Ornithorhynchus* festzustellen. Dazu bedarf es natürlich irgend einer Voraussetzung, und eine Entscheidung in der Homologiefrage auf Grund der vorhandenen Forschungen ist nicht zu umgehen. Je nach dem Standpunkt, den wir in dieser Frage einnehmen, wird sich auch die Vergleichung der beiden Monotremenfamilien verschieden gestalten können.

Ueberblicke ich nun die Ergebnisse der neuesten Forschung, so sehe ich zunächst keinen Anlaß, in der alten REICHERTSchen Auffassung wankend zu werden, wonach das Kiefergelenk der Säugetiere als Neubildung dem Quadratoartikulargelenk der Sauropsiden gegenübersteht. Es sind namentlich die Darstellungen von FÜRBRINGER (04) und GAUPP (05b), die mich hierin durchaus bestärken, trotz der von DRÜNER (04) und FUCHS (05) vertretenen entgegengesetzten Anschauung. Denn die auch von diesen Autoren dargestellte kontinuierliche knorpelige Verbindung zwischen Hammer und MECKEL'schem Knorpel beherrscht so sehr die ganze Sachlage, daß wir, ehe nicht ein vergleichend-anatomisch befriedigender, anderweitiger Grund für diesen Zusammenhang gefunden ist, noch immer im Hammer das Articulare und im Amboß das Quadratum der Sauropsiden zu erblicken haben¹⁾.

Ob in dem feineren Bau des Kiefergelenkes zwischen Sauropsiden und Säugetieren feinere histologische Unterschiede bestehen, ist bis jetzt nicht bekannt; eine tiefe Kluft besteht jedenfalls unserer Anschauung nach zwischen beiden. Aber auch zwischen den Monotremen und den höheren Säugetieren besteht eine merkwürdig

Unterscheidung, weil ein wesentlicher Bestandteil des Gelenkes den Monotremen noch fehlt, nämlich der *Meniscus articularis*, und so erfordert das Kiefergelenk der Monotremen eine doppelte Beurteilung: als Gegensatz gegen das Gelenk der Sauropsiden und — möglicherweise — als Ausgangspunkt weiterer Differenzierungen bei höheren Säugetieren. In Anbetracht dieser großen morphologischen Bedeutung habe ich meine Untersuchungen auf jede, auch die geringste Einzelheit im Bau der Gelenke zu richten gehabt und die Darstellung und Gruppierung der Ergebnisse hat mehr Zeit in Anspruch genommen, als ich anfänglich dachte. Wir werden im ersten Abschnitt für jede Familie der Monotremen gesondert kennen lernen: die Lage und die Form der knöchernen Teile des Gelenkes, die Gelenkkapsel und ihr Verstärkungsband, den Gelenkspalt und seine Ausdehnung, die bewegende Muskulatur und den feineren Bau der Gelenkflächen. Leider war mein Material erstens gering, zweitens histologisch, wie es in der Natur der Sache lag, nicht so, wie es gut fixiertes und sorgsam gefärbtes Material zu sein pflegt. Wer in die Lage käme, an solchem Material von Monotremen zu arbeiten, wird vielleicht manches im histologischen Bau besser beurteilen können. — In einem zweiten Abschnitt werde ich, in oben angedeuteter Weise, die Vergleichung der Befunde unternehmen auf Grund der alten von mir für richtig anerkannten REICHERTSchen Lehre. Hier will ich einleitend nur noch in Kürze eines Umstandes gedenken. Beide Familien der Monotremen zeigen im Bau ihres Kiefergelenkes eine Reihe von Abweichungen und eine Reihe von Uebereinstimmungen. Die Abweichungen bestehen, wie wir sehen werden, in der Größe und in der Lage des Gelenkes; dem gegenüber bestehen ihre Aehnlichkeiten in gewissen Erscheinungen des feineren Baues der Gelenkflächen und vor allem im Mangel des *Meniscus*. Solchen Erscheinungen gegenüber ist es nicht möglich, von Konvergenz oder von Zufall zu reden; wir werden gerade in der Uebereinstimmung des feineren Baues neben anderen Eigentümlichkeiten des Körperbaues, z. B. dem Besitz der Schenkeldrüsen, ein wichtiges stammesgeschichtliches Zeugnis für die verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit von *Echidna* und *Ornithorhynchus* erblicken können.

Als Material für meine Untersuchungen lagen mir vor: 2 trockene Sammlungsschädel von *Echidna* aus dem hiesigen Institut, ferner aus dem zoologischen Institut zu Berlin die Schädel von *Echidna aculeata* (SHAW) Queensland Nr. 2856, *Echidna aculeata* Nr. 2857 und *Echidna aculeata* ♂ 1354; 1 feuchter Schädel

mit Muskeln aus dem hiesigen Institut, sowie 3 in Spiritus konservierte Exemplare von *Echidna* aus dem anatomischen Institut zu Heidelberg. — Von *Ornithorhynchus* 2 trockene Sammlungsschädel aus dem hiesigen Institut und 2 Sammlungsschädel des zoologischen Instituts zu Berlin. Ferner 1 Spiritusexemplar des hiesigen und 2 des Heidelberger anatomischen Institutes. Den Herren Geh.-Rat Prof. Dr. FÜRBRINGER in Heidelberg und Fr. E. SCHULZE in Berlin danke ich für die Erlaubnis zur Benutzung des ihnen gehörigen Materiales.

I. Systematische Darstellung.

1. *Echidna*.

Die knöchernen Grenzen der Kiefergelenkpfanne werden vom Os squamosum gebildet. Sie sind in Fig. 1 dargestellt. Wenn gleich wir in den Abbildungen von JOHANNES WAGNER (58) und von VAN BEMMELEN (01) sehr schöne Darstellungen der Craniologie von *Echidna* besitzen, habe ich es dennoch für nötig erachtet, die Gelenkverhältnisse durch neue Abbildungen zu illustrieren und zwar vor allem deswegen, weil eine Abbildung des Unterkiefers dort nicht gegeben ist, sich überhaupt außer bei D'ALTON nicht findet²⁾. Der Schädel von *Echidna* ist in Fig. 1 von unten her und leicht um die Längsachse gedreht dargestellt. Man sieht auf der linken Seite die Schuppe des Schläfenbeins von außen her. Man sieht die beiden Flächen dieses Knochens, die im rechten Winkel zueinander stehen und zwar die äußere und untere Fläche. Jene grenzt nach hinten an das Felsenbein, während sie nach vorn in die hohe, schmale Lamelle des Jochfortsatzes ausläuft. In scharfem Winkel stößt an diese seitliche Fläche die untere, die nun die Gelenkfläche trägt. Wir haben hier zunächst unsere Aufmerksamkeit auf ihre Grenzen zu richten, weil diese Grenzen uns zugleich auch die Nachbarschaft der Gelenkfläche übersehen lassen. Die untere Fläche des Squamosum hat, wie auf Fig. 1, Taf. XXVI rechts zu sehen, etwa die Form eines gleichschenkligen Dreiecks. Die Spitze dieses Dreiecks liegt an der Stelle, wo das Squamosum mit dem als Mastoid bezeichneten Knochen sich vereinigt. Hier liegt zugleich auch die Vereinigungsstelle der seitlichen und der unteren Fläche des Squamosum. Diese Vereinigungsstelle bildet einen starken, von innen ausgehöhlten Wulst, der sich über das Mastoid

hinüberschiebt. Dicht nach einwärts davon findet sich das Foramen stylo-mastoideum. Die beiden anderen Ecken des gleichschenkligen Dreiecks liefern keine so scharfe Abgrenzung. Die seitliche Ecke liegt dort, wo die untere Fläche des Squamosum auf den Jochfortsatz tritt, um dessen innere Fläche zu bilden; die mediale Ecke dagegen stößt an die Vereinigungsstelle von Petrosum und Alisphenoid. Von den drei Seiten des Dreiecks finden wir die laterale als jene oben erwähnte Kante zwischen unterer und äußerer Fläche des Squamosum vor. Sie setzt sich scharf auf den Jochfortsatz fort. Auch die Basis des Dreiecks ist ein scharfer Rand, der sich nach außen wendet und an der inneren Seite des Jochfortsatzes verstreicht. Alle diese Details sind auf der rechten Seite der Fig. 1 zu erkennen. Die innere Kante des Dreiecks nun grenzt gegen eine breite Spalte. Sie ist leicht schaufelförmig gekrümmt und läßt somit die Unterfläche des Squamosum rinnenförmig erscheinen. Der Spalt, die GLASERSche Spalte, führt in die Fossa tympanica hinein³⁾. Die mediale Begrenzung dieses Spaltes bildet der Annulus tympanicus nebst dem mit ihm durch Naht vereinigten langen Hammerfortsatz, sowie weiter nach vorn die äußere wulstige Kante des Pterygoid.

Die gesamte Unterfläche, auf der sich der Unterkieferkopf bewegt, besitzt also die Form einer Rinne, die vorn breit, hinten gegen den Processus mastoides zu spitz ist und deren seitliche Ränder erhaben sind. Eine Reihe wichtiger Foramina und Fissuren liegen dieser Fläche benachbart. Zwischen ihr und dem Petrosum zieht sich der Temporalkanal hindurch. Hinten öffnet sich das Foramen stylo-mastoideum. Die GLASERSche Spalte führt medial von der Gelenkfläche in die Paukengrube und insbesondere ist es der Recessus epitympanicus, den der hintere Teil des Squamosum überlagert. Vorn und medial tritt das Foramen ovale⁴⁾ in die Erscheinung. Nicht die gesamte derart topographisch charakterisierte Fläche darf als Gelenkfläche beschrieben werden. Die Stelle, gegen die der Unterkieferkopf gleitet, liegt, wenn wir uns die Höhe dieses gleichschenkligen Dreiecks in fünf gleiche Teile geteilt denken, etwa nur im zweiten und dritten Fünftel der gesamten Fläche. Sowohl nach vorn liegt ein Stück zwischen ihr und der vorderen Kante als auch hinten zwischen ihr und dem Mastoid. Auch die Gelenkfläche im engeren Sinne ahmt die Gestalt der gesamten unteren Fläche nach, indem auch sie annähernd die Umrisse eines sphärischen Dreiecks zeigt.

Der Unterkiefer nun, der sich gegen diese Fläche bewegt,

zeigt einen Condylus, der sich, wie bei den embryonalen und kindlichen Unterkiefern höherer Säugetiere und des Menschen, nur ganz unbedeutend über die Kaufläche erhebt. Der Kieferwinkel, der dennoch ziemlich deutlich ist, kommt weniger durch veränderte Richtung des „aufsteigenden Astes“ zu stande, als vielmehr durch einen starken, leicht einwärts gewandten Vorsprung, der für Muskelansätze bestimmt ist. Verfolgen wir von hier aus den Unterkiefer nach vorn zum Schnabel hin, so haben wir an ihm eine untere und eine obere Fläche zu unterscheiden, die sich aber durch eigentümliche Drehung des Unterkiefers weiter vorn als die äußere und innere Fläche darstellen ⁵⁾. Ungefähr soweit wie der Gelenkkopf vom Kieferwinkel nach hinten, liegt nach vorn der Processus coronoides, der durch eine leichte Furche vom Körper des Unterkiefers abgesetzt erscheint. Der aufsteigende Ast ist schlank, etwas eingezogen und trägt den Gelenkkopf. Dieser Gelenkkopf erscheint nur als eine Art scheibenförmige Verbreiterung des Kieferastes, die von oben betrachtet fast völlig dieselbe Form eines sphärischen Dreiecks zeigt, wie sie die Anlenkungsfläche des Squamosum besitzt; nur mangelt dem Unterkieferkopf die hinterste Spitze, so daß, wenn beide aufeinandergepaßt liegen, der Unterkiefer nicht den ganzen, ihm vom Squamosum gebotenen Raum ausfüllt, es somit erkennen läßt, daß ihm für horizontal von vorn nach hinten erfolgende Verschiebungen Raum zu Gebote steht.

Am nicht macerierten Präparat besitzt die Gelenkfläche eine glatte, glänzende Oberfläche; sie begrenzt unmittelbar den Gelenkspalt und keine irgendwie sichtbare Spur eines Meniscus ist zu erkennen. Allerdings kommen in diesem Gelenk, noch mehr bei dem von *Ornithorhynchus*, seitlich vorspringende Synovialfalten vor, indes können diese weder ihrem Bau noch ihrer Anordnung nach mit dem fraglichen Gebilde verglichen werden.

Eine sehr weite und lockere Kapsel schließt die Gelenkstücke aneinander. Auf Fig. 3 (Taf. XXVI) erblicken wir in den Schädel der Fig. 1 eingetragen die Weichteile der näheren Umgrenzung des Gelenkes. Die Kapsel geht von den seitlichen unteren Rändern des Gelenkkopfes aus und zieht nun nach drei Richtungen: erstens nach außen, wo sie sich an der erwähnten lateralen Kante der unteren Squamosumfläche festheftet; zweitens nach medial, wo sie an den freien, schaufelförmig aufgebogenen Rand des Squamosum sich angeheftet findet; endlich aber an der unteren Fläche des Temporalkanals vorbei bis an die Stelle, wo das Squamosum das Mastoid

überlagert. Die Gelenkkapsel ist sehr locker gefügt und liegt sehr schlaff um die Knochen herum, eine Eigentümlichkeit, aus der wir auf freie Verschiebbarkeit des Unterkiefers in der Richtung dieser lockeren Kapsel schließen können. An der inneren Seite der erwähnten Figur ist versucht worden darzustellen, wie die Kapsel, durch eine Luftblase von innen her aufgebläht, sich zufällig sehr günstig darbietet. Eine Ausnahme der lockeren Fügung macht nur der nach hinten ziehende Zug. Dieser erscheint straff. Im mikroskopischen Bilde (Fig. 6, Taf. XXVII) werden wir ihn als einen sehnartig gefügten Strang wieder finden. Man kann ihn als *Ligamentum temporo-mandibulare* bezeichnen.

Es erhellen, wie gesagt, schon aus dieser Anordnung der Kapsel die Bewegungsgrenzen und -möglichkeiten des Unterkiefers. Es sind seitliche Exkursionen, Zurückziehung gegen das Mastoid und Drehungen um eine Längsachse denkbar. Ausgeschlossen ist eine irgendwie wesentliche Verschiebung über die Grenze der Gelenkfläche hinaus, vielmehr wird die Bewegung nach vorn und hinten nur nach dem Maße jenes in Fig. 1 links sichtbaren Spielraumes stattfinden können.

Was die weiteren Weichteile der Umgebung anlangt, so ist jener Spalt zwischen Squamosum und Tympanicum fast völlig von Bindegewebe verschlossen, das sich ins Periost und in die Gelenkkapsel fortsetzt, während es nach einwärts in das Periost des Tympanicum und weiterhin in das Trommelfell übergeht. Besondere Aufmerksamkeit erfordert die mediale untere Ecke der GLASERSchen Spalte, da in sie ein ziemlich starker bindegewebiger Zug hineinführt (Fig. 3). Da neuerdings KJELLBERG die Vermutung ausgesprochen hatte, es möchte der Meniscus des Kiefergelenks ursprünglich derjenige Teil der Sehne des *Musc. pterygoideus externus* sein, der bei der Verlagerung des Articulare in die Fossa tympanica, zwischen Squamosum und Dentale gleichsam abgeschnürt erhalten geblieben sei — und es möchte ferner das sog. *Lig. mallei anterius* die Paukenhöhlenfortsetzung des Meniscus darstellen, so habe ich nicht nur bei Monotremen, sondern auch bei Marsupialiern und beim Menschen diesem Punkte meine Aufmerksamkeit geschenkt, muß aber sagen, daß ich, so gern ich für jene geistvolle und einleuchtende, im Grunde vielleicht nicht ganz unrichtige Hypothese einen Anhalt gewonnen hätte, in keinem der von mir bisher untersuchten Fälle feststellen konnte, daß irgend welche innigen Beziehungen zwischen wesentlichen Teilen des Kiefergelenkes und dem *Lig. mallei anterius* bestehen.

Speziell beim Menschen habe ich im vergangenen Winter eine größere Anzahl von Felsenbeinen gesammelt, die auf dem Präparier-saal bereits zur Untersuchung des Ohres benutzt worden waren und habe nachgesehen, ob Beziehungen zwischen dem Meniscus und dem erwähnten Bande bestehen. Es zeigte sich bei mehr als einem Dutzend Präparaten, daß die hintere Wand der Gelenkkapsel ihre Befestigung bis in die GLASERSche Spalte hinein sucht, und daß hier ihre Bindegewebsmasse sich mit dem Periost des Squamosum, Tympanicum und Tegmen tympani verbindet. Ein Teil dieser Bindegewebsfasern tritt dann zum Hammerkopf, so daß es in günstigsten Fällen möglich ist, von außen durch Zug an der Gelenkkapsel in der Fossa glenoidalis Bewegungen des Hammers hervorzurufen. Wenn also auch eine gewisse Beziehung des äußeren Kapselbindegewebes zu dem Ligament nicht bezweifelt werden kann, so scheint mir diese Verbindung zu wenig die wesentlichen Teile des Meniscus in Mitleidenschaft zu ziehen, als daß weitergehende Schlüsse darauf zu bauen wären. — Es muß sich zeigen, ob sonst bei Säugetieren diese Verbindung deutlicher ist.

Hier bei *Echidna* ist keinerlei Beziehung zwischen irgend einem Gelenkbestandteil und jenem Bindegewebszug in der GLASERSchen Spalte festzustellen. Die Verhältnisse der erwachsenen *Echidna* liefern keine Stütze für KJELLBERGS Vermutung. Was jener Bindegewebszug sei, ist mir zu ergründen bei dem geringen und schlecht konservierten Materiale nicht möglich gewesen. Die mikroskopische Untersuchung zeigt vor allem viel lockeres Bindegewebe, elastische Fasern und Blutgefäße, keine Muskulatur. Der Bindegewebszug steht mit dem langen Hammerfortsatz in Verbindung und es bleibt vorab nichts übrig, als ihn mit dem Namen des Lig. mallei anterius zu belegen.

Das ganze Gelenk ist von einer Kaumuskulatur überlagert, die aus den 4 typischen Kaumuskeln der Säugetiere besteht, indes außerdem noch einen fünften Muskel umfaßt, der für die Mechanik des Gelenkes eine große Bedeutung besitzt, über dessen Homologie jedoch die Ansichten auseinandergehen. Dieser Muskel entspringt kurzsehnig an der Kuppe des Squamosum, die sich auf das Mastoid hinaufschiebt (Fig. 3, Taf. XXVI). Sein Muskelbauch ist wie ein spitzgiebeliges Dach gestellt; in die Vertiefung lagert sich der sogenannte Angulus mandibulae hinein. Der Ansatz umgreift diesen Kieferwinkel außen und innen. RUGE (97, p. 342) und FÜRBRINGER (04, p. 598) beschreiben diesen Muskel. Jener läßt ihn vom Facialis innerviert sein, dieser vom Trigemini. Es deutet ihn daher RUGE als hinteren Bauch des Biventer der höheren Säugetiere, FÜRBRINGER als vorderen, der imitatorisch die Lage des hinteren Bauches angenommen habe. Hier bei *Echidna* ist es mir durch

das Material nicht möglich gewesen, die Innervation festzustellen, hingegen habe ich bei dem offenbar homologen Muskel von Ornithorhynchus die Innervation durch den Trigeminus festgestellt und abgebildet. Ich möchte daher vorab diesen als *Detrahens mandibulae* zu bezeichnenden Muskel auch bei *Echidna* als Homologon des vorderen Biventerbauches auffassen.

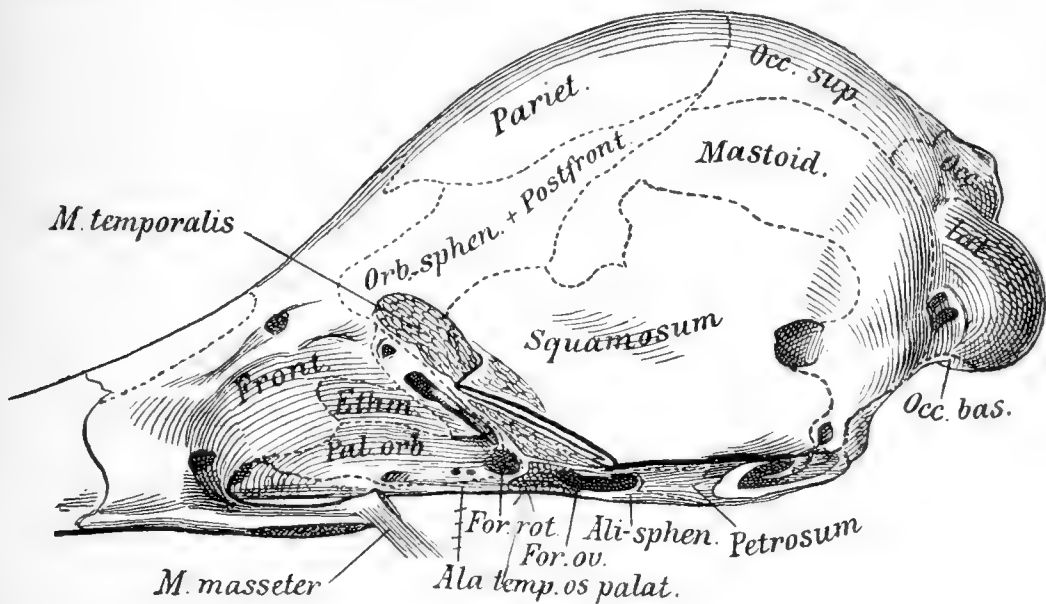


Fig. 1*).

Die 4 übrigen Kaumuskeln (vergl. für das Folgende beistehende Textfig. 1) von *Echidna* sind deutlich voneinander differenziert und durchaus säugetiermäßig. Sie sind sehr schwach, selbst in Betracht des kleinen Schädels und vor allem im Vergleich zur Größe des ganzen Tieres. Der *Masseter* entspringt am Jochbogen und zwar vom *Processus zygomaticus* des Maxillare von seinem distalen Ende bis dahin, wo sich die vertikale Lamelle des *Squamosum* zu erheben beginnt. Er verläuft schräg nach einwärts und setzt sich vom Kieferwinkel an nach vorn hin an, dabei die tiefe Mulde benutzend, die sich vom Kieferwinkel bis in die Gegend des *Coronoidfortsatzes* erstreckt. Der *Temporalis* entspringt aus dem hinteren Teile der mächtigen *Orbito-Temporalgrube* und zwar hauptsächlich vom *Orbito-Sphenoid*. Ein Teil seiner Fasern kommt von weiter hinten her aus dem *Temporalkanal*, so daß auch noch ein Teil des *Mastoids* als Ursprung angenommen werden muß, während sich nicht genau entscheiden läßt, wie weit nach hinten die Muskelfasern sich im

*) Der von *Ala temp. os palat.* ausgehende Hinweisstrich stellt irrthümlicher Weise an falscher Stelle. Der Leser möge ihn zwischen die Abkürzungen *For.* und *rot.* schräg empor gezogen denken.

Temporalkanal erstrecken *). Seinen Ansatz findet dieser Muskel am Processus coronoides, von da ein wenig nach vorn und nach hinten an der inneren (eigentlich oberen) Seite des Unterkiefers. Seiner Lage nach entspricht dieser Temporalis im wesentlichen dem später zu beschreibenden „tiefen Bündel“ des Temporalis bei Ornithorhynchus.

Die Ursprünge beider Pterygoidei zeigen die gemeinsame Eigentümlichkeit, daß sie mit dem „Pterygoid“ nichts zu tun haben. Es hat mich dies Verhältnis so lange stutzig gemacht und mich eine direkte Vergleichbarkeit dieser Muskeln mit denen der höheren Säugetiere bezweifeln lassen, bis ich von der Darstellung Kenntnis nehmen konnte, die GAUPP (05a) von der Bedeutung des „Pterygoid“ bei Echidna kürzlich gegeben hat⁶⁾. Die Ursprungsverhältnisse dieser Muskeln sind nämlich folgende. Beide Ursprünge liegen dicht bei einander. Der Pterygoideus externus entspringt ein wenig lateral von der Seite des For. ovale (vgl. Anmerk. 4) und steigt nun schräg nach oben und außen an der Seitenfläche des Schädels empor auf das Alisphenoid und das von VAN BEMMELEN sogenannte „Temporalfügelchen des Palatinum“ (01, p. 756—760). In seinem vordersten Teil wird der Muskel vom Temporalis bedeckt; seine letzten Fasern entspringen über dem For. rotundum in der hinteren Begrenzung der Spalte, die VAN BEMMELEN als „Foramen spheno-orbitale + For. opticum“ bezeichnet. Der Ursprung des Pterygoideus internus dagegen nimmt die Stelle zwischen dem For. ovale und For. rotundum ein. Vielleicht erstreckt er sich auch noch ein wenig nach außen vom For. ovale nach hinten; dies konnte ich nicht genau feststellen. Jedenfalls nimmt er der Hauptsache nach die Stelle ein, die von VAN BEMMELEN als Alisphenoid und „Temporalfügelchen des Gaumenbeins“ bezeichnet wird. Die auffällige Erscheinung, daß die Flügelmuskeln zu dem Flügelbein bei Echidna gar keine Beziehung besitzen, würde dann begreiflich werden, wenn GAUPP mit seiner Auffassung Recht hätte, daß der bisher als „Pterygoid“ beschriebene Knochen mit der inneren Lamelle des Flügelfortsatzes der höheren Säugetiere nichts zu tun hat, daß also überhaupt in weiterem Sinne das Pterygoid der Amphibien, Sauropsiden und das von Echidna ein ganz anderer Knochen ist als die innere Lamelle des Flügelfortsatzes der Säugetiere. Immerhin wird sich dadurch, wenn diese Auffassung zu Recht besteht, der Ursprung des inneren Flügelmuskels bei Echidna an einer Stelle befinden, die dem Ursprung

*) In der Figur als durchschimmernd hinter dem Jochfortsatz gedacht.

des Muskels bei höheren Formen annähernd vergleichbar wäre, wenngleich seine Fasern selbst dann noch nicht die „innere Lamelle“ des sehr versteckten Flügelfortsatzes ganz erreichen würden.

Was die Ansätze der Musculi Pterygoidei anbelangt, so findet sich der des Internus an der Innenseite des Kieferwinkels gegenüber dem Ansatz des Masseter. Er benützt dort die Vertiefung, die durch den nach einwärts gebogenen hakenförmigen Fortsatz (s. o.) geboten wird und erstreckt sich bis zum For. alveolare. Er zieht nicht vertikal nach abwärts vom Schädel zum Unterkiefer, wie es sich bei den höheren Säugetieren findet, sondern zugleich nach unten und außen, so wie der Masseter nach unten und innen zieht. Für die Funktion dieser Muskeln besitzt dieser Verlauf, der zum Teil von der Torsion des Unterkiefers (vergl. oben p. 554) abhängt, eine wichtige Bedeutung, auf die ich unten zurückkomme (vergl. unten p. 580/81).

Sehr kompliziert und wichtig ist der Ansatz des Pterygoideus externus. Wir können bei ihm 3 Abschnitte oder Portionen unterscheiden, die wir als „laterale, mediale und mittlere Portion“ unterscheiden müssen. In Fig. 3 sind diese 3 Portionen zu sehen. Sie entstehen dadurch, daß der breite Muskel gleichsam über den schmalen Unterkieferast beiderseits hervorquillt. Die laterale Portion kommt außen am Gelenk zum Vorschein und heftet sich seitlich am Halse des aufsteigenden Astes an; die innere Portion sitzt ebenso an der unteren Seite des aufsteigenden Astes, greift aber mit sehniger Fortsetzung auf die Gelenkkapsel über und setzt sich bindegewebig in das Lig. temporo-mandibulare fort. Die mittlere Portion endlich heftet sich auf der oberen, dem Beschauer von Fig. 3 abgewendeten Fläche des aufsteigenden Astes fest, so daß bis auf ein schmales Feld der unteren Fläche der gesamte Ramus ascendens vom Muskelansatz des Pterygoideus externus eingehüllt wird. Diese mittlere Portion nun entsendet ein starkes Bündel zum Gelenkkopf, auf das unten genauer eingegangen werden wird, weil es zur Differenzierung des Meniscus in Beziehung steht.

Man konnte nun mit hoher Spannung erwarten, was die feinere Untersuchung des Gelenkes lehren würde; denn mit der Erkenntnis der bis hierher erläuterten Anordnung konnte die Untersuchung nicht als abgeschlossen gelten.* Es kam darauf an zu zeigen, welche Gestaltungen das Innere des Gelenkes im Zusammenhang all seiner Teile besitze, insbesondere auch den Bau der Gelenkfläche selbst. Eine vielfach verbreitete Angabe ist es, daß das Kiefergelenk der Säugetiere als ein zwischen zwei Binde-

gewebssknochen entstandenes Gelenk keinen echten Knorpel, sondern nur Bindegewebe als Ueberkleidung der Gelenkflächen aufweise, daß ferner in dieses Bindegewebe Knorpelzellen eingelagert seien. Wie würde sich dies bei *Echidna* darstellen? ⁷⁾.

Betrachten wir einen Längsschnitt durch das gesamte Kiefergelenk, so sind die Flächen, die wir eben makroskopisch kennen gelernt haben, hier ohne weiteres kenntlich (Fig. 6, Taf. XXVII). Wir finden oben das Squamosum von großen Markräumen erfüllt und nach abwärts zu von langgezogenen oberflächlichen Lamellensystemen überkleidet. Links in der Figur liegt der Proc. mastoideus; von ihm entspringen Muskelbündel, die dem oben erwähnten Detrahens angehören. Der Längsschnitt zeigt den Unterkiefer mit seiner Gelenkfläche entsprechend kleiner als die Gelenkfläche des Squamosum. Ein Gelenkspalt ist da: aber mit welchen Unterschieden von allen anderen uns bekannten Formen völlig differenzierter Gelenke. Mit einer einzigen Ausnahme, in der Mitte der Gelenkfläche des Unterkiefers, grenzt eine nicht unbeträchtliche Bindegewebsschicht an den Spalt, die aus lockerem Bindegewebe, zum Teil sogar aus starken Strängen besteht, und gegen die Gelenkhöhle von einer mehrfachen Lage von Epithelzellen ausgekleidet ist. Oral wie occipital ist der Gelenkspalt durch dichtere Gewebsmassen abgeschlossen. In seinem Vortrage in Genf hat GAUPP (05b) geschildert, wie bei *Echidna*-Föten die erste Anlage des Kiefergelenkes nichts anderes sei, als ein mitten im Bindegewebe liegender Spalt, den er mit einem einfachen Schleimbeutel vergleicht. Bereits im vorigen Sommer (1905) hatte mir das hier (Fig. 6) wiedergegebene Präparat vorgelegen und ich habe es freudig begrüßt, daß GAUPP als erster den schon damals von mir für das ausgebildete Gelenk erkannten Zustand durch den Vergleich mit einem Schleimbeutel zutreffend gekennzeichnet hat. Daß auch das erwachsene Gelenk noch diesen außerordentlich primitiven, embryonalen Charakter aufweist, ist dabei gewiß eine höchst bemerkenswerte Tatsache. Gestützt und weiter aufgehell't wird diese Tatsache nun dadurch, daß sowohl vorn wie occipital trotz des festen Abschlusses die Gelenkspalte sich gleichsam ins Bindegewebe diffus weiter fortsetzt, indem auf beiden Seiten schmale Spalten im Bindegewebe sich finden, die gleichfalls eine zellige Auskleidung aufweisen. Ueber den Grad der Beteiligung des Bindegewebes an der Gelenkspaltbildung konnte ich bei meinem geringen Material nichts absolut Sicheres feststellen.

An einem Präparat war mit Sicherheit das abgebildete Verhältnis vorhanden. An isolierten Gelenkflächen des Squamosum und des Unterkiefers dagegen, die ich weiter in Schnitte zerlegt habe, waren lediglich lockere Fasermassen (vergl. Fig. 7, Taf. XXIX rechts unten) zu sehen. Es wäre wünschenswert, an gut fixiertem Material hierüber Näheres zu erfahren.

Wenn wir uns nun den eigentlichen Gelenkflächen zuwenden, so zeigt sich ein sehr merkwürdiger Befund. Es wird nämlich die Gelenkfläche an beiden Skelettstücken nicht vom Knochen selbst, auch nicht von einer gelenkknorpelähnlichen Struktur gebildet, sondern von einer charakteristisch angeordneten Faserknorpelmasse. Diese Faserknorpellage hat verschiedene Dicke: am stärksten ist sie an beiden Skelettkomponenten in der Mitte des Gelenkes; sie sitzt hier dem Unterkiefer wie eine Kappe auf; in das Schläfenbein dagegen ist sie wie in einen Napf eingelassen. Hier am Schläfenbein geht sie nach vorn und nach hinten in die dünne Periostlage des Knochens über. Die genauere Erforschung lehrt über die Anordnung des Gewebes folgendes: an der Oberfläche besteht ein aus langgestreckten Maschen verflochtenes Faserwerk; dessen Bindegewebsfaserzüge gehen in das lockere Bindegewebe der Oberfläche kontinuierlich über. Stärkere Züge zweigen sich ab und dringen mehr in die Tiefe, wo grobmaschige Geflechte erscheinen. Gegen den Knochen zu findet sich als Grenze eine Zone, die aus stark gefärbter Substanz besteht; namentlich auch stark leuchtende Kerne (Färbung mit Boraxkarmin) fallen auf. Die Faserbündel dringen in diese stark gefärbte Zone ein, ziehen auch gelegentlich hindurch und dringen als eine Art SHARPEYScher Fasern in das Squamosum ein. Zur Erläuterung des feineren Baues habe ich einen dünneren Schnitt (etwa 25μ) durch das Squamosum in Fig. 7 (Taf. XXIX) abgebildet. Er entspricht ungefähr der durch das + gekennzeichneten Stelle der Fig. 6 und ist bei 222facher Vergrößerung gezeichnet. Was das Faserwerk anlangt, so erkennen wir die, gegen die Oberfläche zu langgestreckten Züge von Bindegewebe, in denen bei Durchmusterung der ganzen Tiefe des Präparates sehr viel Bindegewebszellkerne erscheinen (in der Figur nur vereinzelt in der Mitte gezeichnet). Es treten von diesen oberflächlichen Zügen stärkere Züge in die Tiefe und bilden hier gröbere Maschen. Durch Abgabe weiterer Aestchen von diesen Hauptzügen entstehen kleinere Unterabteilungen von Maschen, die durch abermals feinere und immer feinere Aufsplitterungen schließlich

kleinste Maschen abgliedern. In den Maschen dieses Netzwerkes liegen nun Zellen, die durch ihre Form, gegenseitige Gruppierung und Lichtbrechung als Knorpelzellen erscheinen. Nur in der oberen Lage kann man zweifelhaft sein, ob es sich um Bindegewebszellen oder um Knorpelzellen handle. Hier ist die Kapsel der Zellen, die in tiefen Lagen durch ihre Lichtbrechung und ihre scharfen Umrisse leicht erkennbar ist, nicht vorhanden. Auch ist die Form der Zellen hier mehr den längsgestellten schmalen Maschen der Oberfläche angepaßt. In den obersten, die Gelenkhöhle unmittelbar begrenzenden Bindegewebsbündeln habe ich gleichfalls Zellen gefunden, die gelegentlich platter wurden (s. Fig. 7), meist aber auch den Charakter runder Zellen trugen.

Die Grenze gegen den Knochen liefert jene oben als stark gefärbte Lage beschriebene Schicht. Wir finden sie hier (Fig. 7) gleichfalls tiefgefärbt und zwar infolge einer Färbung mit Hämatoxylin. Die Färbung ist am stärksten gegen die Gelenkhöhle zu, während sie gegen den Knochen hin wieder schwächer wird. Die Substanz erscheint fleckig und die Färbung hält sich mit ihrer Ausbreitung an die Zellkomplexe, so daß kein Bedenken besteht, die Grundsubstanz dieser Zone als eine Art hyaline Knorpelsubstanz zu bezeichnen. Ganz homogen ist die Schicht allerdings nicht, denn die Fasern der dicken oberen Bindegewebsschicht dringen in sie hinein und bilden ein feines krümelig aussehendes Wesen zwischen den Zellen. Diese Zellen, die man als Knorpelzellen bezeichnen muß, zeigen aber nicht mehr die runde Form gewöhnlicher Knorpelzellen, sondern besitzen unregelmäßig gestaltete Ausläufer. Nur ihre Größe und ihre größeren Kerne behüten davor, sie als Knochenzellen zu bezeichnen. Die Grenze gegen den Knochen ist durchweg scharf und ununterbrochen; an einigen Stellen ziehen SHARPEYSche Fasern hinein.

Ganz ähnlich ist die Struktur des Gelenküberzugs am Unterkiefer. Auch hier finden wir gegen die Gelenkhöhle zu (Fig. 6) platte Anordnung der Faserzüge, die gegen die Tiefe des Knochens zu grobmaschiger wird. Auch hier tritt am Uebergang zwischen Fasermasse und Knochen eine stark gefärbte Zone auf, die sich bei starker Vergrößerung gleichfalls als knorpelige, stark gefärbte Grundsubstanz mit eingelagerten Knorpelzellen herausstellt. Zu bemerken ist, daß ich an der Stelle der größten Dicke der Fasermassen kein lockeres Bindegewebe mehr darüber vorfinden konnte; hier tritt also die faserknorpelige Schicht frei in die Begrenzung

des Gelenkes ein. Wie bei den Körpergelenken die Synovialhaut des Gelenkes, in den Gelenkknorpel übergehend, frei endigt, so kann man auch hier rechts und links (in der Fig. 6) die Endigung des Bindegewebes gegen die Faserknorpelmassen erkennen. Aber in anderer Hinsicht beansprucht nun der Gelenküberzug des Unterkiefers Beachtung. Während nämlich am Schläfenbein der Ueberzug ins Periost des Knochens übergang, setzt er sich hier nach beiden Seiten in charakteristische Bildungen fort.

Zunächst sehen wir, wie sich aus den Fasern des Faserknorpels, sowie aus dem das Dentale umhüllenden Bindegewebe ein Strang entwickelt, der sich sehr lang occipitalwärts fortsetzt und schließlich hinten am Knochen endigt. Es ist dies der Längsschnitt des oben beschriebenen (vergl. p. 555) und in Fig. 3 abgebildeten Ligamentum temporo-mandibulare. Wie wir sehen, ist der Strang durchaus nach dem Charakter von Sehnengewebe gebaut; auffällig aber ist, daß sich zwischen diesem Ligament und dem Periost des Squamosum ein Spalt findet, der als nichts anderes, denn als ein Schleimbeutel aufgefaßt werden kann. In seinem occipitalen Teil erscheint dieser Schleimbeutel mehrfach gekammert, indem Verbindungen zwischen dem sehnigen Ligament und dem Periost des Schädels auftreten. Da nun in dem Bindegewebe, das Gelenkspalt und Schleimbeutel scheidet, gleichfalls eine spaltartige Oeffnung von mir beschrieben worden ist, so finden wir das sehr eigentümliche Ergebnis, daß die Gelenkhöhle im engeren Sinne eigentlich nur ein besonders differenzierter Abschnitt einer im übrigen sich weit hin ausdehnenden Spalte ist, die das Dentale und seine bindegewebige Fortsetzung von der Schädelbasis trennt.

Vielleicht noch wichtiger aber ist der Verlauf der faserknorpeligen Platte nach oral hin. Bereits oben ist der drei Ansatzportionen des Musc. Pterygoideus externus gedacht worden; wir hatten gesehen, daß wir drei Portionen an seinem Ansatz zu unterscheiden haben: zwei seitliche und eine mittlere. Diese mittlere Portion nun ist es, die mit einem Teil ihrer Fasermasse in eine durchaus typische Sehne übergeht, die weiterhin zum Gelenkkopf tritt. Es ist dies so deutlich, daß man sogar einige tiefer gegen den Unterkiefer zu gelegene Muskelbündel im Bogen aufwärts biegen sieht, um diese Sehne zu gewinnen. Die Sehne wird also von rechts nach links (in der Figur) durch den Zuwachs von

Muskelfasern immer dicker und ist schließlich genau so breit wie die faserknorpelige Platte, die dem Unterkiefer aufsitzt. Man beobachtet nun weiter, wie die Sehnenstruktur allmählich in die oben geschilderte Struktur des Faserknorpels übergeht. Mit einem Wort: am Unterkiefer ist die faserknorpelige Begrenzung der Gelenkhöhle zugleich die Ausbreitung eines Teiles der mittleren Portion des *Musc. Pterygoideus externus*.

An einem meiner Präparate habe ich ganz deutlich auch am Squamosum (in der Figur nach rechts hin) einige Muskelbündel gesehen, die sich in ähnlicher Weise in die Faserknorpelmasse fortsetzen. Mein Material war nicht groß genug, um festzustellen, wozu sie gehörten. Soweit ich sehen kann, kommen hier nur weit distal neben dem For. ovale entspringende Bündel des *Pterygoideus externus* in Betracht, als dessen am meisten dorsal gelegene Insertionsbündel jene Fasern zu bezeichnen wären. Welche Bedeutung diese an der Schädelbasis entspringenden und auch zugleich inserierenden Muskelbündel besitzen, ist mir nicht klar geworden.

2. Ornithorhynchus.

Es ist von jedem Beschreiber⁸⁾ hervorgehoben worden, daß die knöcherne Gelenkgegend bei *Ornithorhynchus* sich wesentlich dadurch von der von *Echidna* unterscheidet, daß sie eine völlig anders orientierte Lage einnimmt. Während bei *Echidna* die Artikulation nach vorwärts vom Mittelohr gelegen ist, liegt sie hier bei *Ornithorhynchus* genau lateral, ja sogar etwas nach rückwärts verschoben. Es ergeben sich hieraus differente Lagebeziehungen zwischen Gelenk und Nachbarschaft, vornehmlich mit Rücksicht auf die mediale und hintere Begrenzung. Während bei *Echidna* der Proc. mastoideus das Gelenk hinten umfaßt, ist es hier bei *Ornithorhynchus* völlig frei und nur begrenzt von dem dort anlagernden Mastoid. Bei *Echidna* liegt das Tympanicum medial dicht neben dem Gelenk und das Mittelohr sogar zum Teil occipitalwärts davon, während hier bei *Ornithorhynchus* medial zunächst der hier kammartig entwickelte Proc. mastoideus folgt, dann erst viel weiter medial das Tympanicum und das Mittelohr. Es ist schon hierdurch eigentlich völlig ausgeschlossen, daß zwischen dem Kiefergelenk und dem Mittelohr irgend eine Verbindung besteht, etwa durch ein Lig. mallei anterius. Schon KJELLBERG hat neuerdings hierauf aufmerksam gemacht (l. c. p. 184)⁹⁾, und auch mir war es nicht möglich, eine solche Ver-

bindung festzustellen, selbst nicht auf einer lückenlosen Querschnittsserie, die durch Gelenk und Proc. mastoides angelegt worden war.

Wenden wir uns zu den knöchernen Grenzen des Gelenkes selbst, so ist zu bemerken, daß die Gelenkfläche auch hier völlig dem Squamosum angehört. Lateral und medial tritt ein starker Haken hervor (vergl. Fig. 2 rechts im Bilde), der die Pfanne umfaßt. Dieser Haken wird lateral durch den nach abwärts gerichteten Vorsprung des vom Squamosum abtretenden Jochfortsatzes gebildet. Medial formt der Warzenfortsatz diesen Vorsprung, der hier ein starkes Widerlager für den Gelenkkopf bildet. Vorn und hinten setzt eine Rinne die Gelenkfläche von der Umgebung ab, und zwar nach hinten vom Mastoid (*Ala pterotica mastoidei*), nach vorn von demjenigen Knochenbezirk, der als *Alisphenoid* zu bezeichnen ist. Weiter nach medial liegt das *For. ovale* und dahinter die *Spina angularis*. Bemerkenswert ist noch die Beziehung zum *Canalis temporalis*, jener eigentümlichen Lücke zwischen Squamosum und Petrosum, sowie die Beziehung zu einem kleinen Gefäßkanal, der medial und vorn in der Nähe der Gelenkfläche liegt (*for. vasc. later. ext.* VAN BEMMELEN).

Vom Unterkiefer sei nur der mit dem Gelenk in Beziehung stehende Teil beschrieben. Ein Kiefer-„Winkel“ ist nicht ausgebildet, sondern nur durch einige Rauigkeiten für Muskelansätze gekennzeichnet. Genau der unteren Kante folgend und dann nach einwärts abgehend findet sich eine Leiste zum Ansatz für den *Musc. detrahens mandibulae*. Außen findet sich eine tiefe Grube für den Ansatz des *Temporalis* und als vordere Umrandung dieser Grube ein zweifach geteilter *Proc. coronoides*. Der laterale Haken dieses Fortsatzes wird vom *Masseter*, der mediale Haken vom *Temporalis* eingenommen; an der mundwärts gelegenen Seite des Unterkiefers liegt gleichfalls, unmittelbar hinter dem *For. alveolare* ein Fortsatz, an dem sich der *Pterygoideus internus* befestigt (s. Fig. 5), der außerdem durch seinen Ansatz eine Knochenleiste bis in die Nähe des Gelenkkopfes hervorruft. Der aufsteigende Ast des Kiefers stellt eine vertikal gerichtete, platte Lamelle vor die außen und innen von Muskeln bedeckt ist. Auf diesem platten schlanken Halse liegt der Gelenkkopf, der hinten über den aufsteigenden Ast nicht hervorragt, vorn jedoch sich weit über den Hals vorschiebt, so hier eine tiefe Grube bildend, in der sich die Bündel des *Pterygoideus externus* festsetzen. Der Kopf, von oben betrachtet, hat etwa Trapezform mit einer vorderen

längeren und einer hinteren schmalen Seite. Fast genau in der Mitte zieht eine quere Rinne von rechts nach links und teilt ihn in eine vordere und hintere Wölbung (s. Fig. 5 und Textfig. 2).

Mit dieser Form des Gelenkkopfes in Beziehung steht die Form der Gelenkgrube; sie ist nicht einfach „ausgehöhlt“, wie mehrfach angegeben; vielmehr erweist die genauere Untersuchung, daß hier eine sehr spezialisierte Form vorliegt, die im Verein mit der Form des Gelenkkopfes einer ganz eigentümlichen Funktion fähig ist. Die Gelenkgrube ist nämlich sattelförmig. Von rechts nach links ist sie tief ausgehöhlt, dagegen von vorn nach hinten im Querschnitt konvex, wovon man sich leicht eine Vorstellung verschaffen kann, wenn man einen Gipsabguß der Gelenkfläche zersägt.

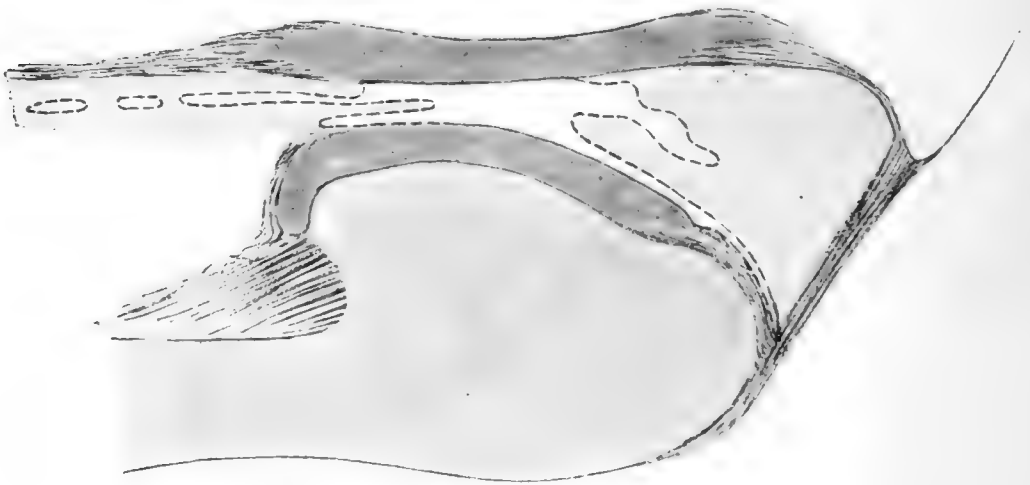


Fig. 2.

Eine Kongruenz zwischen beiden Gelenkflächen besteht, wie wir sehen, nicht. In Ruhelage klappt das Gelenk daher vorn, besonders aber hinten. Werfen wir gleich hier an der Hand obiger Textfig. 2 einen Blick auf die Aktion, die eine Verschiebung des Unterkiefers von vorn nach hinten und umgekehrt herbeiführen muß. Es muß sich bei der Zurückschiebung des Unterkiefers die Höhe des Gelenkkopfes von der Mitte der Höhe der Gelenkgrube nach rechts hin, bei der Vorschiebung dagegen von demselben Punkte nach links hin bewegen. In jedem Fall wird also bei Vorwärts- und Rückwärtsschiebung der Unterkiefer in die Höhe treten müssen. Welche Bedeutung dies hat, wird klar, wenn wir uns die Stellung des Hornzahnes in beiden Kiefern vergegenwärtigen. Diese Hornzähne sind nämlich nicht horizontal gestellt,

sondern so, daß sie mit ihren Kauflächen vorn höher stehen, als hinten.

In den Textfiguren 3 u. 4 sind diese zahntragenden Platten des Oberkiefers und des Unterkiefers dargestellt. In Fig. 3 ist die Rückwärtsbewegung, in Fig. 4 die Vorwärtsbewegung schematisch vorgeführt. Bei der Rückwärtsbewegung steigt der Kiefer in der Richtung des Pfeiles a empor. Die Kauflächen können sich aber nur in der Richtung des Pfeiles a_1 gegeneinander verschieben; es muß daher eine Zerlegung der Kraft stattfinden und es ergibt sich aus dem Parallelogramm dieser Kräfte ein kräftiger Druck, mit dem die untere Zahnreihe an der oberen entlang geführt wird (Pfeil a_2)

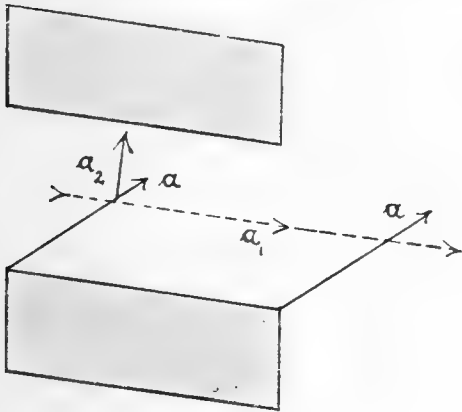


Fig. 3.

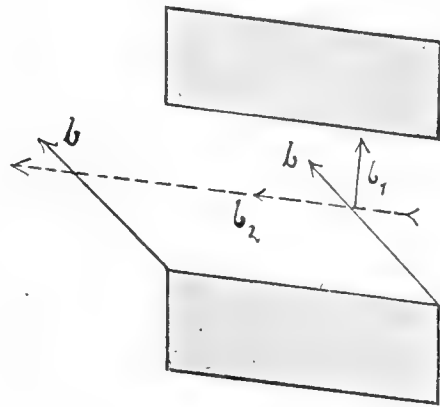


Fig. 4.

Ähnlich bei der Vorwärtsschiebung. Mit einem geringen Aufwand von Muskelkraft erreicht also Ornithorhynchus vermöge der Stellung seiner Gelenkflächen bereits bei einfacher Vor- und Zurückschiebung einen sehr innigen Schluß der Zahnreihen aneinander.

Die Weichteile des Gelenkes geben bei makroskopischer Betrachtung hier weniger Anlaß zu ausführlicher Beschreibung als bei Echidna. Die Gelenkkapsel ist wesentlich straffer als dort. Sie entspringt hinten vom Mastoid und heftet sich am hinteren Rande des Gelenkkopfes an. Seitlich entspringt sie medial am Grunde des Proc. mastoideus, lateral am Proc. zygomaticus des Squamosum und geht auch hier beiderseits bis zu den Rändern der gewölbten Oberfläche des Gelenkkopfes. Vorn besteht, wie wir weiter unten sehen werden, ein fester Abschluß der Gelenkhöhle nicht. Ein sehr starkes und kräftiges Ligament erstreckt sich auch bei Ornithorhynchus vom Mastoid zum hinteren Pole

der Unterkieferwölbung. Es ist schematisch in Textfig. 2 zu erblicken.

Die Kaumuskeln (vgl. auch die Textfig. 5) zeigen bei *Ornithorhynchus* manches sehr Bemerkenswerte. Was zunächst den *Detrahens mandibulae* anlangt, so ist dies ein Muskel von außerordentlich kräftiger Entwicklung. Er entspringt mit mächtiger fleischiger Portion von der Innenseite des Proc. mastoideus (auf Fig. 4, Taf. XXVI quer durchgeschnitten); der Ursprung schreitet sodann am Rande des Mastoids dicht hinter der Gelenkpfanne entlang und tritt auf den Proc. zygomaticus des Squamosum (in der Fig. 4, Taf. XXVI links). Der Ursprung ist auch hier noch fast ganz fleischig, und der sich daraus entwickelnde Bauch

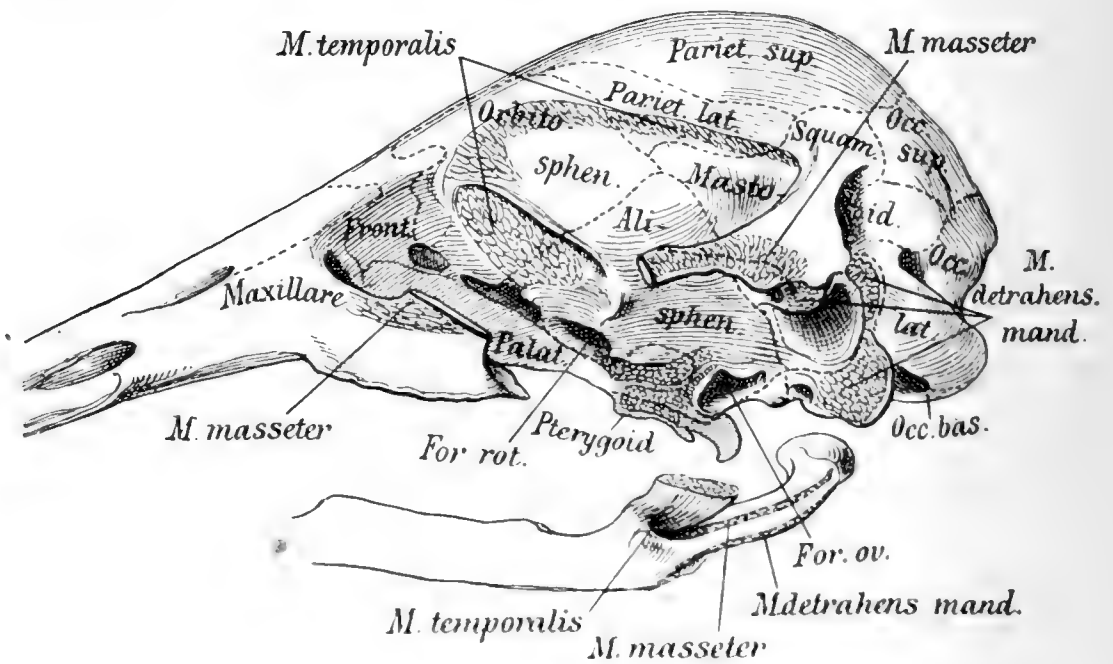


Fig. 5.

bedeckt als eine dreieckige Kappe den aufsteigenden Ast des Unterkiefers und setzt sich sehnig an jene oben erwähnte Rauigkeit fest. Die Faktoren, die für die Entwicklung dieses Muskels maßgebend sind, sind erstens die geringen Grenzen, in denen der Mund des Schnabeltiers überhaupt geöffnet werden kann, andererseits aber der Ursprung vom kurzen Hebelarm, somit die Schwierigkeit seiner Wirkungsweise. So erklärt sich trotz der verhältnismäßig sehr geringen Wirkung die mächtige Ausbildung dieses Muskels. Es ist mir nun hier möglich gewesen, seine Innervation (s. oben p. 557) genau festzustellen und zwar doppelseitig bei einem Exemplar. Der Ast für diesen Muskel stammt nicht aus

dem Facialis, obwohl dieser Nerv mit reichlichen Aesten über ihn hinweg (oder besser: an seiner unteren Seite entlang) zu den Hautmuskeln verläuft. Er entstammt vielmehr dem dritten Trigeminasast und ist ein feines Stämmchen (Fig. 4, Taf. XXVI), das unmittelbar nach dem Durchtritt des Nerven durch das For. ovale aus der hinteren und lateralen Ecke des Loches austritt und von unten her in den Muskel eindringt, etwa an der Grenze zwischen mittlerem und hinterem Drittel des Muskels.

Der Masseter liegt an der Seite des Kopfes und besitzt einen sehr weit ausgedehnten Ursprung. Man kann an ihm 3 Bezirke unterscheiden. Der erste (Textfig. 5) entspringt vom Oberkiefer, und zwar von der Region vor der Orbita. Diese Fasern verlaufen sehr schräg zum Unterkiefer nach hinten; ihnen schließen sich die der 2. Portion an, die vom Jochbogen selbst kommen. Der weithin größte Abschnitt des Muskels kommt vom Proc. zygomaticus des Oberkiefers her und reicht bis dicht an die Gelenkpfanne des Kiefergelenkes heran. Eng an seinen Ursprung schließt sich dann der des soeben beschriebenen *Detrahens mandibulae* an. Außerdem kommen von der unteren Kante des Jochbogens in seiner ganzen Länge accessorische Ursprünge. Die Fasern des Muskels konvergieren, indem die vordersten nach hinten, die mittleren gerade nach abwärts, die hinteren aber nach vorwärts verlaufen, wie schon MECKEL beschrieben hat. Der Masseteransatz erstreckt sich vom aufsteigenden Ast an am Kieferwinkel entlang bis zum Proc. coronoides, dessen äußere Zacke seine Muskelfasern ebenfalls noch einnehmen.

Der Temporalis schaut bei erhaltenem Masseter über ihn an der seitlichen Schädelwand empor. Er entspringt längs einer deutlichen Leiste, die als *Linea temporalis* zu bezeichnen ist, die aber keineswegs einem einzigen Knochen angehört. Sie erstreckt sich vorn bis an die Grenze des Os frontale, läuft dann über das Orbitosphenoid hinweg, zieht an der unteren Grenze des Parietale laterale entlang und endigt, sich nach aufwärts krümmend, an der oberen Wurzel des Squamosum. Hier schließt sich unmittelbar eine andere nach abwärts und vorn gekrümmte Rauigkeit an. Nach einwärts von diesen beiden rauhen Linien liegt ein leicht eingesunkenes Feld, das vom Temporalis bedeckt ist. Seine Fasern laufen konvergierend in eine drehrunde Endsehne zusammen, die die mediale Zacke des Proc. coronoides einnimmt und sich eine Strecke weit in die oben erwähnte Grube an der seitlichen Fläche des Unterkiefers hineinsenkt. Man muß, um diese letzten Fasern

zu sehen, die Abtragung der äußeren Wand dieser Grube vornehmen. Betont sei, daß die hintersten Fasern den „Temporalkanal“ ausfüllen. Sie sind es, die in Fig. 8 (Taf. XXVIII) im Querschnitt links oben getroffen sind. Der Temporalis besitzt indessen noch eine weitere Portion, die MECKEL offenbar in seiner Beschreibung nicht berücksichtigt hat, da er den Muskel „*haud valde crassus*“ nennt (26, p. 41), während die jetzt zu erwähnende Portion im Verhältnis zum übrigen Kauapparat eine ganz enorme Dicke besitzt. Diese Portion erscheint von einer besonderen Sehne bedeckt dann, wann die oben beschriebene Portion des Temporalis abgetragen wird. Sie liegt auf dem Orbitosphenoid, ist oben platt, gegen den Ansatz aber mehr rundlich und fast $\frac{1}{2}$ cm im Querschnitt dick, Sie befestigt sich am Unterkiefer einwärts von der 1. Portion und an der medialen Seite des Unterkiefers¹⁰⁾.

Was die Pterygoidei anlangt, so bieten sie einen Zustand dar, der als der erste einer beginnenden Sonderung einer gemeinsamen Muskelmasse betrachtet werden kann. Der in Fig. 4 Taf. XXVI sichtbare Teil repräsentiert einen Pterygoideus internus; sein Ursprung ist am Os pterygoides zu finden. Er setzt sich an der inneren Seite des Unterkiefers an. Nach außen davon liegt ein Muskel, der durch seinen sagittalen Verlauf und durch seinen Ansatz am Unterkieferkopf zweifellos als Pterygoideus externus erkannt werden kann. Es gelingt auch, die beiden Muskeln, die durch derbes Bindegewebe zusammenhängen, ein Stück voneinander zu lösen, indes ist es nicht leicht, exakt auch ihre Ursprünge zu sondern. Man könnte eine gemeinsame Ursprungsmasse kennzeichnen (Textfig. 5), die von der oberen Seite des Pterygoids und den benachbarten Teilen der Schädelbasis entspringt, nämlich vom Alisphenoid und der sog.: „*Ala temporalis ossis palatini*“. Der vorderste Teil dieses Ursprungs grenzt an die hintere Peripherie des For. rotundum; der äußere Umfang des For. ovale wird gleichfalls durch entspringende Muskelfasern besetzt. Soweit ich sehen konnte, gehört der Ursprung in der Nähe des For. rotundum allein dem Externus, der vom For. ovale allein dem Internus an. Der innigere Zusammenhang beider Muskeln zeigt sich auch noch darin, daß der Nervus mandibularis nicht zwischen ihnen, sondern medial von ihnen verläuft. Den genaueren Ansatz des Pterygoideus externus zeigt Fig. 5 (Taf. XXVI). Hier ist ein linker Unterkiefer von innen her dargestellt; wir sehen den Gelenkkopf, an dem sich von hinten her die Gelenkkapsel mit dem Lig. temporo-mandibulare befestigt. Es

wird über die Anordnung dieses Ligamentes weiter unten gesprochen werden. Von vorn kommt der Muskel heran; seine Hauptmasse befestigt sich nicht in der Höhe der Gelenkoberfläche, sondern dicht darunter am Hals (vergl. auch Textfig. 2). Einige seiner Bündel, die medial und lateral gelegen sind, ziehen seitlich auf den Gelenkkopf herauf und verlieren sich mit einer kurzen Sehne dort an seiner Oberfläche.

Bei einer Würdigung der Gesamtheit dieser Kaumuskeln fällt zunächst ihre kolossale Ausbildung ins Auge, die scheinbar für die Lebensweise dieses Tieres kaum als Bedürfnis erscheint. Ferner muß besonders auf die Anordnung des Masseter hingewiesen werden, der mit seiner weit vor dem Auge entspringenden Portion auffällig an den Masseter der Nagetiere¹¹⁾ erinnert. Bemerkenswert ist drittens das tiefe Bündel des Temporalis, das, wie oben bemerkt (vgl. p. 558), der Hauptmasse des Temporalis von *Echidna* entspricht. In ihrer Funktion wird man die einzelnen Muskeln kaum auseinanderhalten können, da bei dem Vorwärtsschieben die vorderen Teile des Masseter die Wirkung des Pterygoideus externus unterstützen, bei der Zurückziehung die hintersten Bündel des Temporalis mit den hinteren des Masseter sich vereinigen und bei dem Anziehen der Pterygoideus internus, die mittleren Teile des Masseter und Teile des Temporalis gemeinsam wirken werden¹²⁾. Alles in allem ist *Ornithorhynchus* ausgezeichnet durch eine starke, wohldifferenzierte, in ihrer Anordnung zum Teil an Nager erinnernde Kaumuskulatur. Neben einem geringen und mit großer Kraftaufwendung erzielten Oeffnen des Mundes wird kraftvolle Vorwärts- und Rückwärtsschiebung die wesentliche Betätigung dieser Muskulatur sein, wobei die Richtung der Gelenkflächen und die Ausbildung der Muskulatur einem Zermalmen der harten Nahrung günstig sein werden.

Nachdem die äußeren Verhältnisse des Gelenkes und die bewegende Muskulatur eingehend beschrieben worden sind, sei nun des feineren Baues gedacht, der zunächst an einem schematischen Längsschnitt erläutert werden soll (vergl. Textfig. 2). Zunächst fällt hier (und auch in Fig. 8) als Gegensatz zum Verhalten bei *Echidna* sofort ins Auge, daß der Gelenkspalt nicht gegen Bindegewebe grenzt, sondern gegen die Gelenkflächen selbst, gleichgültig, wie diese nun beschaffen sein mögen. Hinten schließt eine starke Bindegewebskapsel die Höhle ab, die sich aber auf dem Kopf des Unterkiefers entlang als feiner Spalt weit nach hinten erstreckt. Es scheint die Bedeutung dieses Spaltes erst

dann klar zu werden, wenn wir uns vergegenwärtigen, daß dem Unterkiefer hierdurch Spielraum bei der Bewegung nach vorn gewährt ist, wobei der Spalt selbst eben aufgebraucht wird. Vorn liegt ebenfalls ein bindegewebiger Abschluß, auch hier zieht sich aber die Gelenkhöhle als feiner Spalt bis an die vordere Grenze des Squamosum unter ähnlicher Bedeutung für die Vorwärtsschiebung. Starke Synovialfalten springen vorn und hinten (s. Textfig. 2) und in schwächerem Maße seitlich (Fig. 8, Taf. XXVIII) vor. Diese Falten, sowie die bindegewebigen Teile der Gelenkkapseln sind von einer mehrschichtigen Zellenlage überkleidet, die dort, wo sie auf die Gelenkflächen übertritt, aufhört. Von besonderem Interesse erscheint es mir, daß sich auch hier bei *Ornithorhynchus*, gerade so wie bei *Echidna*, stärkere Schleimbeutel in nächster Nähe des Gelenkspaltes, und zwar so angeordnet vorfinden, daß Gelenkspalt und Schleimbeutel nur durch außerordentlich zarte Scheidewände voneinander getrennt sind. Solche Schleimbeutel liegen lateral und medial zwischen den Bündeln des *Pterygoideus externus*, von denen einer in Fig. 8, Taf. XXVIII, links abgebildet ist.

Wenden wir uns zur Betrachtung der feineren Gestaltung des Gelenkes. Die Fig. 8, die hierfür zur ersten Orientierung dienen soll, stellt ungefähr den mittelsten Schnitt aus einer Serie dar, in die das rechte Kiefergelenk eines erwachsenen *Ornithorhynchus* zerlegt worden war. Von den vorn und hinten einspringenden Synovialfalten ist daher auf diesem Schnitt nichts wahrzunehmen; die Gelenkhöhle erscheint einheitlich; wir sehen den Unterkiefer jederseits umgeben von Querschnitten des *Pterygoideus externus*. Links im Bilde liegen die hintersten Muskelbündel des *Masseter*, oben die quergetroffenen Bündel des *Temporalis* im Temporalkanal.

Rechts im Bilde ist der Querschnitt durch die Wurzel des *Proc. mastoideus* und die von ihm ausgehenden Bündel des *Detrahens mandibulae* durchgegangen. Die Gelenkfläche am Unterkiefer und am Squamosum zeigt eine Gestaltung, die zunächst wesentlich anders erscheint als die bei *Echidna* betrachtete. Ein feinfaseriger breiter Streifen fällt zuerst ins Auge, der am Schläfenbein etwa doppelt so dick ist wie am Unterkiefer; seitlich geht dieser Streifen in den lamellös gebauten Knochen unmittelbar über. Dieser lamellöse Knochen selbst zeigt die einzelnen zu randständigen HAVERSSchen Kanälen gehörigen Lamellensysteme bucklig gegen die Gelenkhöhle vorspringend. Zwischen Knochen und Gelenküberzug aber findet sich am Schläfenbein und am Unterkiefer ein breiter

heller Saum. Die Bedeutung dieser einzelnen Schichten ist nun hier trotz des scheinbar anderen Aussehens völlig die gleiche wie bei *Echidna*. Auch hier haben wir zunächst der Oberfläche eine faserknorpelige, darunter eine vorwiegend knorpelige Schicht, endlich darunter den lamellosen Knochen selbst; aber die beiden oberflächlichen Schichten bieten einige Besonderheiten, die in Fig. 9, Taf. XXIX, dargestellt sind. Gegenüber dem regellosen Verlauf der Faserbündel bei *Echidna* sind sie hier außerordentlich wohlgeordnet. Zu dem Gewebe von *Echidna* verhalten sie sich etwa wie Sehngewebe zu lockerem Bindegewebe. Schon die schwache Vergrößerung eines Präparates, wie in Fig. 8, gibt davon eine gute Vorstellung. Es handelt sich (Fig. 9) um fast vertikal zur Oberfläche gerichtete Fasersysteme, die sich etwa wie die Strebepfeiler und ihre verbindenden Spitzbögen gothischer Dome verhalten. Streckenweis (in Fig. 9 links) finden sich sehr kräftige unter den im übrigen feineren Faserzügen. Gegen die Oberfläche zu werden die von den Bögen gebildeten Maschen enger und liefern schließlich ein feines Maschenwerk, dessen Räume zunächst noch erkennbar als der Oberfläche parallel gerichtet sind, später aber sich zu einer Art Grenzschicht zusammenlegen. Diese Anordnung der Fasern gegenüber der regellosen Anordnung bei *Echidna* liefert gleichsam das histologische Dokument für die aus der Anordnung der Gelenkflächen und der Kraft der Kaumuskeln zu erschießende Bewegungsart und Bewegungsgröße. Es müßte bei genauer Kenntnis der Kräfte möglich sein, auch mathematisch die Anordnung dieser Fasern auf Beanspruchung durch Druck zurückzuführen (vergl. oben die Textfigg. 3 u. 4), während wir rückschließend zugleich in der Anordnung bei *Echidna* den Ausdruck einer ganz minimalen, lediglich gleitenden Kaubewegung erblicken können. Die offenbar stärkere Druckfestigkeit der Fasern gelangt auch noch in einer zweiten Abweichung von *Echidna* zum Ausdruck. Es erscheinen nämlich hier die Fasern außerordentlich stark gefärbt (Boraxkarmin), was nach meinem Dafürhalten auf Verkalkung der Fasern zurückzuführen ist.

In den langgestreckten Maschen dieser Fasersysteme nun liegen Zellen, die je nach der Anordnung der Maschen in den höheren Schichten parallel der Oberfläche, in den tieferen dagegen senkrecht dazu angeordnet sind. Ganz oben ist eine Diagnose der Natur dieser Zellen nicht möglich; ich halte sie ihrer unregelmäßigen, oft polyedrischen Gestalt wegen für Bindegewebszellen. In

der Tiefe dagegen kennzeichnen sie sich durch ihre gegenseitige Lage und ihr Lichtbrechungsvermögen als knorpelartige Zellen.

Wie bei *Echidna*, so folgt auch hier auf die faserknorpelige die vorhin erwähnte zweite schmale helle Schicht; sie verhält sich hinsichtlich ihrer Zellen genau so, wie die von *Echidna*, d. h. bei Färbung mit Boraxkarmin treten die Zellen als stark lichtbrechende, helle Körper hervor, bei Färbung mit Hämatoxylin dagegen hat der Zellkörper in seiner Umgebung einen blauen Ton angenommen, was in solchen Präparaten die ganze, hier in Fig. 9 hell erscheinende Zone so tief dunkel färbt, wie in Fig. 7 oben bei *Echidna*. Die Bindegewebsfasern ziehen auch hier durch diese Schicht hindurch und dringen ebenfalls als eine Art SHARPEYScher Fasern in den Knochen ein.

Wie verhalten sich nun diese Schichten der Gelenkfläche zur Nachbarschaft? Sehr leicht ist dies am Squamosum festzustellen. Hier findet man, wie Textfig. 2 zeigt, daß die faserknorpelige Platte dem Squamosum wie eine Kappe aufsitzt und sich vorn und hinten in das Bindegewebe des Periosts der Schädelbasis verliert. Etwas schwieriger ist die Feststellung am Unterkiefer (Fig. 5 und Textfig. 2). Hier setzt sich die Gelenkkapsel von hinten her ein weites Stück auf die Oberfläche des Gelenkkopfes fort; jene oben beschriebene Querrinne des Unterkieferkopfes bildet den vorderen Rand dieser Kapsel. Nur nach vorn davon differenziert sich aus diesem Bindegewebe die faserknorpelige Platte. Die Beziehungen zum Pterygoideus externus sind hier nicht in der gleichen Weise wie bei *Echidna* vorhanden. Die Hauptmasse des Muskels setzt sich mit kräftiger Sehne am Halse des Unterkiefers an. Nur lockere Bindegewebszüge des Perimysium sind es, die auf die Oberfläche des Gelenkkopfes, namentlich seitlich (cf. oben p. 571 und Fig. 5, Taf. XXVI) übergehen. Die faserknorpelige Platte aber endigt hier ziemlich scharf ohne ausgesprochene Beziehungen zu dem erwähnten Muskel (Textfig. 2).

II. Vergleichende Darstellung.

In der nun folgenden vergleichenden Beschreibung des Kiefergelenkes der Monotremen wird es darauf ankommen, die bisher geschilderte Gliederung des Gelenkes und seiner Umgebung abschnittsweise für beide geschilderten Formen zusammenzustellen. Aus der Beurteilung der sich hierbei ergebenden Uebereinstimmung

und Abweichung wird sich ergeben, wo primitive, wo weiter differenzierte Zustände vorliegen, und ob es möglich ist, von der ursprünglichen Gestaltung des Gelenkes der primitiven Säugetiere eine Vorstellung zu gewinnen. Ich habe es nach Prüfung der Sachlage für zweckmäßig erachtet, folgende 4 Abschnitte nacheinander zu behandeln: 1) die Lage (Topographie) der Gelenkfläche, 2) die Kaumuskulatur und ihre Bewegungen sowie die Form der Gelenkfläche, 3) den Gelenkspalt und den feineren Bau der Gelenkoberfläche, endlich 4) die Beziehungen des Pterygoides externus zum Kiefergelenk und die Entstehung des Kiefergelenkmeniscus.

1. Die Lage (Topographie) der Gelenkfläche.

Die Abweichung in der Lage der Gelenkfläche bei beiden Familien der Monotremen wurde schon oben eingehend geschildert. Besonders auffällig ist es, daß *Ornithorhynchus* eine Topographie der Gelenkfläche besitzt, wie sie bei keinem anderen Säugetier auch nur annähernd wiederkehrt; es bildet die Gelenkgrube, wie neuerdings auch FÜRBRINGER betont (vgl. Anmerk. 8), hier das hintere Ende einer ziemlich breiten seitlichen Region des Schädels, während bei *Echidna* das Verhalten der höheren Säugetiere deutlich vorliegt, wo die gesamte Occipitalregion und der Mastoidteil des Felsenbeins dahinter gelegen ist. Diesen Unterschied in der Lage der Gelenkflächen hat zwar schon KJELLBERG betont, ohne indes eine Erörterung der etwaigen Ursachen hierfür zu versuchen. Dies ist auch außerordentlich schwer, da sicherlich eine ganze Reihe von Einflüssen hierbei im Spiele ist. Ich will versuchen, diese Einflüsse zu analysieren.

Wenn von der Annahme ausgegangen wird, daß die Berührung zwischen Dentale und dem nach abwärts tretenden Squamosum oralwärts von dem Quadrato-articulargelenk erfolgt sei, so wird die Lagerung des Gelenkes bei *Echidna* diesem hypothetischen Ausgangsstadium zweifellos näher stehen als die nach lateralwärts gelagerte Gelenkverbindung von *Ornithorhynchus*. Es sind nun vornehmlich drei Knochenbezirke, die für die Beurteilung der Topographie in Betracht kommen. Und zwar sind dies das Petrosum, das Squamosum und das sog. Alisphenoid. Der wesentlichste Unterschied in der Lagerung dieser 3 Knochen zueinander ist der, daß bei *Echidna* die Betrachtung der seitlichen Schädelloberfläche (vergl. Textfig. 1 u. 5) das Squamosum hieran einen

großen Anteil nehmend zeigt, während bei *Ornithorhynchus* das sog. Alisphenoid sich weit an der Seitenfläche des Schädels empor-schiebt. Bei der Betrachtung von der unteren Seite her (Fig. 1 u. 2, Taf. XXVI) zeigt sich demgemäß bei *Echidna* die Region vor dem Kiefergelenk zum größeren Teil dem Squamosum angehörig, bei *Ornithorhynchus* dagegen völlig dem Alisphenoid, das bei *Echidna* bedeutend schmaler, medial vom Gelenk gelegen ist. Der dritte Knochen, das Petrosum, soweit es nicht vom Squamosum bedeckt ist, liegt bei *Echidna* medial und occipital von der Gelenkfläche, während es bei *Ornithorhynchus* der Hauptsache nach völlig medial liegt.

Es kann meiner Ansicht nach kein Zweifel darüber bestehen, daß der Grund dieser seltsamen Verschiedenheiten, die größer als zwischen irgendwelchen beliebigen Familien und Ordnungen der Säugetiere sind, in der Ausgestaltung des Squamosum und des sog. Alisphenoids liegt, und daß wir bei einer Prüfung dieser Ursachen in den frühesten wichtigsten Zeitraum der Genese des Säugetierschädels hineingeführt werden. Was das Squamosum anlangt, so ist es bei den beiden Monotremenfamilien durch den Temporalkanal als ein ziemlich selbständiger Knochen der Schädelwand erhalten, der an der Begrenzung des Gehirncraniums nur ganz geringen Anteil nimmt, sich dagegen auf dem Petrosum und dem Mastoid in verschieden weiter Weise außen auf der Schädeloberfläche ausbreitet. Dieses Squamosum ist als ein Belegknochen der Außenfläche der Ohrkapsel bei allen Wirbeltieren ein homologes Skelettstück. Außer den Säugetieren kommt es den Stegocephalen und Sauropsiden zu. Die Vergrößerung des Gehirncraniums ist die Ursache für seine Verlagerung an die Seiten- und später Unterwand des Schädels, zugleich aber auch für den Eintritt inniger Beziehungen zwischen ihm und dem Dentale¹³). Es existiert also ein hypothetischer primitiver Zustand, in dem das Squamosum nicht in die Begrenzung des Gehirncraniums eingeschaltet war, sondern lediglich als Artikulationsstelle für das Dentale eine Rolle spielte. Es ist durchaus notwendig, anzunehmen, daß in dieser ältesten Periode der Schädelgenese bei den Säugetieren das Squamosum in seiner Ausbildung vielleicht einzig von der Ausbildung des Kiefergelenkes beherrscht wurde. Die Entstehung einer kräftigeren Kaumuskulatur mußte ein kräftigeres Widerlager hervorrufen und gleichsam die Ausbreitung des Squamosum am Schädel bestimmen. Wenn „An-

passung Anpassungsfähigkeit voraussetzt“ (GAUPP 05 b), so läßt sich ein besser geeigneter Angriffspunkt für die Herstellung neuer Anpassungen kaum denken als ein locker mit dem Primordialcranium verbundener Deckknochen, der an sich bereits die Tendenz besitzt, sich vor der stärkeren Entfaltung des Gehirnes zu verschieben. Besäßen wir irgend einen Fund fossiler Monotremensquamosa, so würden wir sicherlich in ihrer Lage am Schädel die mannigfaltigsten Abweichungen feststellen können.

Dieser Umstand allein hätte bei sonst bereits fixiertem Cranium kaum zu so enormer Divergenz führen können. Dies Cranium aber ist noch keineswegs fixiert und in seinen Grundzügen gerade in jenem Teile im Werden, der bei den rezenten Monotremen als Alisphenoid bezeichnet wird. Ein Licht fiel mir auf die topographischen Verhältnisse des Kiefergelenkes erst durch die Bekanntschaft mit der hervorragenden Arbeit von GAUPP (02, ferner in 05 a, p. 299, und 05 e, p. 826). Durch diese Arbeit ist es klar gemacht worden, daß der Bezirk, der im menschlichen Schädel die beiden ersten Trigeminusäste, den Trochlearis und Abducens enthält, ein Raum ist, der bei den Amphibien und Sauropsiden völlig außerhalb des Gehirncraniums liegt und nach medial von dem primordialen Cranium, nach ventral von einem dem sog. Proc. basipterygoideus homologen Fortsatz begrenzt wird. Das gesamte Gebiet, das summarisch als Alisphenoid oder Ala temporalis bezeichnet wird, ist ein dem ursprünglichen Knorpelcranium fremder Bestandteil, der als Bindegewebsknochen entsteht. Die Ausdehnung des Gehirns bringt jene Knorpelwand des Craniums zum Schwinden; der Trigeminus, der vorher seitlich neben dem Gehirncranium lag, liegt nun im Schädel, und der Bindegewebsknochen selbst begrenzt jetzt das Gehirncranium. Nach der Ansicht von GAUPP ist es das sog. Intertemporale, das diese Rolle eines Belegknochens spielt und das die Sphenotemporal-lücke des Säugercraniums schließt. Die Untersuchungen von VAN BEMMELEN haben gezeigt, daß bei den Monotremen diese Lücke ganz besonders stark besteht. Die Fig. 4 auf Tafel XXX und Fig. 4 auf Tafel XXXI bei VAN BEMMELEN zeigen nun die sehr überraschende Tatsache, daß bei jungen Tieren die Gelenkflächen zu dieser sphenotemporalen Lücke bei beiden Familien der Monotremen ziemlich übereinstimmend liegen, so abweichend auch später beim erwachsenen Tier die Lage der Gelenkflächen zum ausgebildeten Alisphenoid sich gestalten mag.

Hiernach scheint uns die Lage der Gelenkfläche bei den

Monotremen im Zusammenhange mit der Art des Verschlusses der Sphenotemporallücke zu stehen, nämlich als das Ergebnis der Konkurrenz zwischen der Ausdehnung des Squamosum und der Ausbildung des sog. Intertemporale. Eine frühzeitigere und stärkere Entwicklung des Intertemporale zwingt das Squamosum, wenn es selbst stärker durch den Kauakt beansprucht wird, sich nach medial und hinten zu verlagern. Hierbei ist als dritter der Mitbewerber in der Konkurrenz das Petrosium und insbesondere das Mittelohr zu erwähnen, das bei Ornithorhynchus noch nicht die Lage wie bei Echidna erreicht, oder sie verloren hat. Es steht fest, daß das Mittelohr bei Ornithorhynchus relativ und absolut außerordentlich viel kleiner ist als bei Echidna. Es steht ferner fest (DENKER, ESCHWEILER), daß es in seiner Ausbildung bei Ornithorhynchus einfachere Züge trägt; so entbehrt es nach drei Seiten hin eines knöchernen Abschlusses, liegt vielmehr an der Basis des Schädels frei als eine Ausbuchtung des Rachens.

Nun wird das Mittelohr selbst aber wiederum von der Gestaltung des harten Gaumens beherrscht, und es liegt nahe, hierbei auch der Differenzen zu gedenken, die gerade die Gestaltung des Gaumens bei den Monotremen erfahren hat (VAN BEMMELEN 01, p. 763 ff.)¹⁴⁾, um zu zeigen, von wie vielen einzelnen Umständen schließlich die Topographie der Gelenkfläche abhängen kann. Wir sehen bei Echidna das sog. Pterygoid in inniger Beziehung zum Tympanicum und dem Mittelohre stehend. Es ist der einzige Fall bei Säugetieren, wo dieser Knochen das Mittelohr begrenzt, und das bleibt merkwürdig selbst unter der Annahme von GAUPP (s. o. p. 558), daß es ein Knochen sei, der später bei Säugetieren sich nicht wieder vorfinde und mit der inneren Lamelle des Flügelfortsatzes nichts zu tun habe. Bei Ornithorhynchus jedenfalls besteht keinerlei Beziehung zwischen Mittelohr und einem, jenem Pterygoid vergleichbaren Element. VAN BEMMELEN führt die Veränderung in der Lage der Palatina und Pterygoide auf die verschiedene Lebensweise der Tiere zurück, die bei Echidna und Ornithorhynchus eine Verlängerung des harten Gaumens, aber bei jeder Familie auf verschiedene Weise, zu stande bringt.

Zusammenfassend stellt sich also das Ergebnis der vergleichend-topographischen Untersuchung folgendermaßen dar: In der Temporalregion des Monotremenschädels steht das Squamosum einzig unter dem Einfluß des mit stärkerer Kautätigkeit sich stärker entfaltenden Kiefergelenkes. Die Entwicklung des sog.

Intertemporale, d. h. der Abschluß der großen Sphenotemporallücke ist durch ihr zeitliches Eintreten und ihre räumliche Ausdehnung maßgebend für die Richtung, in der sich das Squamosum entfaltet. Das Mittelohr wird durch die Umbildung des Gaumens (Rückbildung des Pterygoids) und durch die Einwirkung des Kiefergelenkes in seiner Lage gleichfalls beeinflußt. Squamosum, Alisphenoid und Petrosium, dazutretend die Knochen des harten Gaumens stellen sich uns hierbei also als in einem Kampf der Teile begriffen in deutlichster Weise dar. Von den Bedingungen, unter denen diese Teile kämpfen, ist nur die Beziehung zwischen Kauakt und Entfaltung des Squamosum sicherzustellen, während für die Entwicklung des Intertemporale die beeinflussenden Umstände noch ganz dunkel sind und ebenso die Ausbildung des Gaumens in kausaler Hinsicht nur Vermutungen zuläßt.

2. Die Kaumuskulatur und ihre Bewegungen sowie die Form der Gelenkfläche.

Was die Kaumuskulatur anbelangt, so ist schon oben das Wesentliche im einzelnen hervorgehoben worden. Hier möchte ich auf die gegenseitigen Beziehungen in der Funktion dieser Muskeln hinweisen, woraus sich im Zusammenhange mit den herrschenden Ansichten über die Genealogie der Monotremen einige wichtige Folgerungen ergeben werden. Eine Vergleichung der Funktionen zeigt, daß beider Tiere Kaumuskulatur ganz verschiedenartigen Tätigkeiten angepaßt ist, ohne daß es zunächst irgendwie möglich wäre, zu entscheiden, ob eine Funktion sich aus der anderen entwickelt habe und welche in solchem Falle als die primitivere anzusehen wäre. Das Schnabeltier wurde oben schon durch seine an die der Nager erinnernde Anordnung der Kaumuskulatur charakterisiert. Ich habe ferner dargelegt, wie die Einrichtung der Gelenkflächen und die Stellung der Hornzähne sich als geeignet für starke Kraftentfaltung darstellen. Ich war erfreut, in dem Reisebericht von SEMON (94, p. 11) folgende Angaben über die Nahrungsaufnahme und Nahrungsverarbeitung beim Schnabeltiere zu finden: „...Während des Tauchens hat es am Grunde mit seinem platten Schnabel nach Entenart allerlei Wassergetier, Würmer, Insektenlarven, Schnecken und Muscheln aufgestöbert und seine Backentaschen reichlich gefüllt. Am Burnett bilden unstreitig Muscheln seine Hauptnahrung; die Backentaschen fand ich gewöhnlich mit 10—15 mm langen Exemplaren von *Corbicula*

nepeanensis LESSON strotzend gefüllt. Das Auftauchen geschieht, um Luft zu schöpfen und um den Inhalt der Backentaschen zu zermahlen und zu verschlucken.“ SEMON fährt fort: „Offenbar sind die hornigen Verdickungen der Kiefer bei dem ausgewachsenen Tier eine Anpassung an jene Muschelnahrung und sind zur Zermahlung der harten Muschelschalen ein dauerhafteres und geeigneteres Instrument als wirkliche Zähne, die bekanntlich bei *Ornithorhynchus* in der Jugend vorhanden sind, aber bald abgenutzt werden und ausfallen.“ — Ich glaube dargetan zu haben, daß die Anpassung an diese harte Nahrung sich viel weiter erstreckt, als hier dargestellt ist.

Eine genauere Beschreibung darüber, wie die Nahrungsaufnahme bei *Echidna* erfolgt, ist mir nicht bekannt geworden. In Kürze wird angegeben (BREHM 91, p. 716; MAX WEBER 04, p. 324), daß der Ameisenigel seine lange Zunge zum Fang von Insekten herausstrecke, das Sekret der Speicheldrüsen mache die Zunge klebrig, und nach dem Zurückziehen werde die Nahrung zwischen den hornigen Papillen der Zunge und den harten Querleisten des Gaumens zerrieben. Auch Gras und Sand soll im Mageninhalt von *Echidna* gefunden worden sein (BREHM, l. c.). Hiernach wird für die eigentliche Zerkleinerung der Nahrung die Kaumuskulatur gar nicht in Anspruch genommen, welche im wesentlichen durch Bewegungen der Zunge erfolgen würde. Darum scheint mir die geringe Ausbildung der Kaumuskulatur bei *Echidna* nicht nur auf einer Rückbildung nach Verlust der Zähne zu beruhen, sondern überhaupt auf einer Ausschaltung des Unterkiefers bei dem Kauakt im Sinne des Kauaktes höherer Säugetiere und auf einer Anpassung an eine ganz besondere Funktion. Hierfür spricht vor allem die eigentümliche Erscheinung, daß jede Hälfte des Unterkiefers um die Längsachse derart torquiert ist (s. o. p. 554), daß die laterale Seite am Gelenkende zur unteren, die mediale am Gelenkende zur vorderen Fläche wird. Bei solcher Einrichtung des Kiefers nämlich vermag die Wirkung des *Masseter* und des *Pterygoideus internus* nicht mehr die zu sein, die wir als „Anziehung“ des Kiefers von den höheren Säugetieren her kennen. Es wird vielmehr durch beide Muskeln eine Rotation des Unterkiefers um die Längsachse stattfinden müssen, und zwar wird der *Masseter* jede Hälfte nach außen, der *Pterygoideus internus* jede Hälfte nach innen drehen. Es resultiert aus solcher An-

ordnung die Möglichkeit, den Boden der Mundhöhle in eine Röhre zu verwandeln und die Mundöffnung röhrenförmig zu gestalten (vergl. hierzu Anmerk. 12). Eine „Öffnung“ des Mundes im gewöhnlichen Sinne und eine Mitwirkung des *Detrahens mandibulae* hierbei wird nur in geringem Grade stattfinden, wie aus der Anordnung dieses Muskels wohl hervorgeht. Es scheint mir, als ob dieser Muskel hier sogar mehr als *Re-tractor mandibulae* wirke, und zwar als der eine Antagonist des *Pterygoideus externus*, dessen anderer der *Temporalis* mit seiner hinteren, aus dem Temporalkanal kommenden Portion sein könnte. Der *Temporalis* mit seiner vorderen Portion muß ferner zugleich echter Antagonist des *Detrahens* werden, insoweit der *Detrahens* eine geringe Öffnung des Mundes herbeiführt. Solange freilich das Spiel der Kaumuskeln am lebenden Tier noch nicht zur Beobachtung gelangt ist, bleibt dies alles hypothetisch, ist aber aus der Anordnung der Muskulatur sehr wahrscheinlich gemacht.

Aus dieser Darstellung ergibt sich ohne weiteres, daß ein Zustand, wie der von *Echidna*, unmöglich einen Ausgangspunkt gebildet haben kann, und daß uns, was Kaufunktion anlangt, *Ornithorhynchus* viel eher eine Vorstellung von der Kautätigkeit der primitiven Säugetiere zu liefern vermag, wenngleich auch bei diesem Tier das Leben im Wasser, das wir stets als eine sekundäre Form der Lebensweise höherer Tiere zu betrachten haben, nicht mehr völlig den ursprünglichen Zustand erhalten haben wird. Dies würde sehr wohl zu der Bezahnung der Tiere passen, die uns bei *Ornithorhynchus* mehr als bei *Echidna* erhalten ist.

Versuchen wir, uns eine Vorstellung von den genealogischen Beziehungen der Monotremen zu machen, so kann dies auf Grund der Darstellungen von HAECKEL (95) und MAX WEBER (04) in folgender Weise geschehen. Die in der Jugend vorkommenden Zähne von *Ornithorhynchus* sind als multituberkulate Zähne aufzufassen. Die mit solcher Bezahnung multituberkulater Backzähne versehenen Tiere kommen in Trias, Jura und Kreide vor; sie erstrecken sich bis in das früheste Eocän und werden als mesozoische Säugetiere bezeichnet. MAX WEBER betrachtet sie als direkte Vorfahren der Monotremen. Auch HAECKEL bezeichnet die Multituberculata schlechthin als Monotremen. Da die Entwicklung des multituberkulaten Typus lange Zeiträume voraussetzt, so wird auch für die direkten Vorfahren der Monotremen eine lange Geschichte angenommen, die bis auf einen Ausgang im Perm zurückführt. WEBER (l. c. p. 818) gibt uns das Bild eines

permischen Säugetieres in folgender Darstellung. Es waren „sehr kleine insektivore Tiere mit verlängertem Schädel, ohne Sagittalkamm und mit abgerundetem Hinterhaupt. . . . Vermutlich war der Jochbogen zierlich mit kleinem Jugale. Das Parietale groß, Squamosum klein, Tympanicum ringförmig, ohne äußeren Gehörgang. . . . Das Alisphenoid und Mastoid waren klein . . . gegenüber der fleischigen beweglichen Zunge trug der Gaumen Leisten. Im Gebiß, das erst späten Wechsel erfuhr, hatten die hinteren Zähne 3 spitzige Kronen differenziert.“

Die weitere Umbildung dieser Tiere wird in eine spätere Zeit der Erdgeschichte verlegt, namentlich auch die Ausbildung des Kiefergelenkes. In dieser späteren Periode der Erdgeschichte, der Triaszeit, existierten nach HAECKEL die Ursäugetiere als „kleine terrestrische Tiere von Größe und Habitus einer Eidechse oder eines Salamanders“, die bereits mit Temporalgelenk versehen waren. Das Gebiß ist bei ihnen noch reptilienartig gewesen.

Die Umstände, die zur Entstehung des neuen Kiefergelenkes geführt haben, sind vor allem die Verbreiterung des Gehirns (GAUPP, FÜRBRINGER) und die Verlagerung des Gelenkes aus der Nähe des bedrohten Ohres (FÜRBRINGER), das nun nicht mehr medial vom Quadratoarticulargelenk liegen blieb, sondern eben durch die Verbreiterung des Gehirncraniums mit ihm in Kollision gelangte. Ein weiterer begünstigender Einfluß war durch die Verkürzung der Kiefer und die dadurch weiterhin ermöglichte Ausbildung der Zähne gegeben. Aus einfach ihre Beute verschlingenden Amphibien und Sauropsiden wurden „kauende“ Säugetiere (FÜRBRINGER 04, p. 603; FUCHS 05, p. 167). Indes erblickt FÜRBRINGER wohl mit Recht in all diesen Vorgängen nur begünstigende Umstände, während er als eigentlichen Anlaß die Säugetätigkeit der Beuteltungen der primitiven Säugetiere annimmt¹⁵). Demnach ist über die Zeit, in der das neue Kiefergelenk aufgetreten ist, nur etwas Relatives zu sagen: es kann nicht eher dagewesen sein, als bis die Milchdrüsen sich aus Hautdrüsen gebildet hatten.

Die weiter differenzierten und sich bis ins Eocän erstreckenden Multituberculata bezeichnet HAECKEL als „Monotremen mit inkompletem, differenziertem Trogontiengebiß mit starken, nagerartigen Schneidezähnen, einem Eckzahn, mit wenigen sehr großen Backzähnen, welche 2 oder 3 Längsreihen von kegelförmigen Höckern trugen“. Auch WEBER erwähnt (l. c. p. 357), daß bei

den Multituberculata die Kiefer nagetierartig von vorn nach hinten verschoben wurden (vergl. Anmerk. 15).

Dies die genealogischen Beziehungen. Es entsteht die Frage, wie sich die genetischen Beziehungen der recenten Monotremen hierzu verhalten. Daß bei den jüngsten Ausläufern der Multituberculata im Eocän Rückbildung der Zähne vorkommt, ist bekannt, und da Ornithorhynchus im Jugendzustande in jeder Oberkieferhälfte 2, in jeder Unterkieferhälfte 3 Zähne von multituberkulatem Bau trägt (es werden aber in jeder Kieferhälfte mindestens 4 angelegt — WEBER), so ist die Ansicht begründet, daß Ornithorhynchus der letzte lebende Ueberrest dieser ausgestorbenen nagetierartigen, herbivoren, multituberkulaten Säugetierart ist. In diesem Zusammenhange lege ich großen Wert auf die von mir nachgewiesene, an die der Nager erinnernde Anordnung der Muskulatur, die zweifellos im Verein mit der Gestaltung der Gelenkfläche jene Ansicht stützt.

Sehr zweifelhaft ist nun bei dieser Sachlage die Frage, an welcher Stelle man sich diejenige besondere Reihe von Rückbildungserscheinungen beginnend vorzustellen hat, die zu einem echidna-artigen Tiere führte. Hier gibt uns die Natur nur einen Hinweis, und zwar in der Gestaltung der Gelenkfläche von Echidna. Unter keinen Umständen kann eine Gelenkfläche wie die von Ornithorhynchus als eine primitive Einrichtung betrachtet werden; unter allen Umständen muß eine Gelenkfläche wie die von Echidna dagegen die Vermutung nahelegen, daß annähernd so die ursprüngliche Anlagerung des Dentale an das Squamosum auch in mikroskopischer Hinsicht beschaffen gewesen sein muß. Ich glaube also, daß der zu Echidna führende Zweig sich von der Gruppe der mesozoischen Säugetiere zu einer Zeit abgezweigt hat, als diese ihre durch spezielles nagetierartiges Leben ausgebildete spezialisierte Gelenkfläche noch nicht erworben hatten; daß uns also Echidna wertvoll ist für unsere Vorstellung vom primitiven Bau des Gelenkes, Ornithorhynchus dagegen für die Vorstellung von der Lebensweise der primitiven Säugetiere. Wie groß im Prinzip die Homologie beider Kiefergelenke trotz alledem ist, lehrt die Existenz eines Lig. temporo-mandibulare, das zwar bei beiden Familien funktionell verschieden angeordnet, dennoch aber deutlich nachweisbar ist.

Die Ansicht, daß die nagenden Multituberculata ein spezialisierter Zweig dieser Ursäugetiere gewesen sind, gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß alle Anknüpfung für die Form

der Gelenkfläche bei den höheren Säugetieren bei der Gelenkfläche von *Echidna* stattfindet und nicht bei der von *Ornithorhynchus*, die, wie oben gezeigt wurde, eine ganz isolierte Topographie besitzt.

3. Gelenkspalt und Gelenkfläche.

Inbesondere: Die Vergleichung der Gelenkfläche bei Monotremen mit der Gelenkfläche des Quadratoarticulargelenkes bei Sauropsiden.

Die vergleichende Beurteilung der in dieser Ueberschrift zusammengefaßten Befunde ergibt nunmehr die wichtigsten Schlüsse für unsere Auffassung von der gegenseitigen Stellung der Gelenke zueinander. Zugleich ist hier auch dasjenige Material gegeben, das meiner Ansicht nach für die Homologisierung des Säugetierkiefergelenkes zukünftig in Betracht gezogen werden muß. Ich habe oben geschildert, wie das Gelenk bei *Echidna* allseitig im Bindegewebe liegt, nach Art eines Schleimbeutels. Besondere Bedeutung gewinnt dieses Verhalten dadurch, daß wir sahen, wie dieser Schleimbeutel eigentlich nur gleichsam der primus inter pares war, vornehmlich da auch das Lig. temporomandibulare durch einen solchen Schleimbeutel von dem Squamosum getrennt war. Das Gelenk von *Ornithorhynchus* erscheint nun ohne weiteres als ein bereits viel mehr gefestigtes Gefüge, insofern hier lockeres Bindegewebe nicht mehr an der Begrenzung des Gelenkspaltes teilnimmt. Es schließt sich dieses Verhalten sehr gut an die soeben von der genealogischen Beziehung beider Formen gegebene Darstellung an, denn dieses lockere Bindegewebe muß bei der weiteren Entwicklung des Gelenkes nach und nach der Rückbildung anheimfallen. Also auch hiernach ist *Ornithorhynchus* eine jüngere, mehr spezialisierte und differenzierte Form, *Echidna* dagegen eine ältere primitivere. Daß aber auch bei *Ornithorhynchus* noch Anklänge an das ursprüngliche Verhalten vorhanden sind, läßt sich in dem großen, hier seitlich vom Gelenk und dicht bei ihm liegenden intermuskulären Schleimbeutel erkennen (vergl. p. 572). Es würde mich hier zu weit führen, die histologischen Beziehungen zwischen Schleimbeuteln und Gelenken zu erörtern; eine große Literatur besteht hierüber, und ich werde in meiner nächsten Veröffentlichung hierauf eingehen, wo die vergleichende mikroskopische Anatomie der Gelenke einer Betrachtung unterzogen werden wird.

Ich wende mich jetzt zu der Einrichtung der Gelenkfläche selbst, die oben für beide Formen isoliert beschrieben worden ist. Zu-

sammenfassend können wir hierüber Folgendes sagen: Die Gelenkflächen des Kiefergelenkes der Monotremen bestehen aus 2 ziemlich scharf getrennten Schichten; die oberflächliche Schicht besteht aus Faserknorpel, die tiefe aus einem vorwiegend hyalinen Knorpel. Die faserknorpelige Schicht geht gegen die Gelenkfläche zu in eine vorwiegend bindegewebige Auskleidung des Gelenkes über, während nach der Tiefe zu die Bindegewebszellen sich nach und nach mit Kapseln umgeben, also wenigstens scheinbar den Charakter von Knorpelzellen annehmen. Die tiefere, vorwiegend knorpelige Schicht ist schmaler und steht mit der oberen dadurch in Verbindung, daß die dort reichlich entwickelten Fasern in sie hineinziehen. Weiter gegen die Tiefe folgt der Knochen, in den die Bindegewebsbündel als SHARPEYSche Fasern eindringen.

Rein deskriptiv-histologisch ist dieses Verhältnis vollkommen klar und in völliger Uebereinstimmung zu dem sonst aus der beschreibenden Anatomie der Gelenke Bekannten. So schildert schon BÖHM (68) den Uebergang zwischen verästelten Bindegewebszellen und Knorpelzellen an der Peripherie der Synovialhaut. Ebenso TILLMANNS (76), der beschreibt, wie an Stellen stärkeren Druckes das Endothelhäutchen verschwindet z. B. an der Quadricepssehne, wo es bei Neugeborenen vorhanden ist, gerade so, wie normal auf den Knorpeloberflächen in den Gelenken die ursprünglich bedeckenden Bindegewebszüge verloren gehen; besonders bei HAMMAR (94) finden wir Angaben über den Uebergang der verzweigten Bindegewebszellen zu eingekapselten knorpelartigen Zellen durch allerlei Zwischenstufen, wo zunächst zwischen den Fortsätzen der Bindegewebszellen Kapseln auftreten, wo weiterhin körniger Zerfall der Fortsätze stattfindet, bis schließlich die Zellen ohne Fortsätze in dicken Kapseln liegen (l. c. p. 285 bis 292). Solche Uebergänge finden sich an Stellen starken Druckes im Gelenk, ferner an der Uebergangszone zwischen Synovialhaut und freier Oberfläche des Körpers. Ganz ähnliche Angaben finden sich bei VAN DER SLUYS (75). TOURNEUX und HERMANN haben für die Sehnenscheiden und die Achillessehne des Menschen Zwischenzustände zwischen Bindegewebe und Knorpelgewebe beschrieben. Ganz besonders aber hat HAGEN-TORN (82) betont, daß sich auf der Quadricepssehne echte Knorpelzellen, ferner aber eingekapselte Bindegewebszellen finden, die jedoch keine typischen Knorpelzellen seien. Dieser Autor weist nach, daß das Perichondrium an der Entstehung der Membrana synovialis und der sich hierin gelegentlich findenden Knorpelzellen keinen Anteil habe. Theoretisch sei die Möglichkeit zuzu-

geben, daß überall im Körper aus Bindegewebe Knorpel erzeugt werden könne, doch seien die Bedingungen hierfür nicht bekannt.

Ich habe die Frage hier nicht erschöpfend behandelt. Es sollte an wenigen Beispielen gezeigt werden, daß dieser Uebergang von Bindegewebe in Knorpel ein in der deskriptiven Gelenkhistologie durchaus bekannter und in keiner Weise irgendwie zu bezweifelnder Vorgang ist.

Im Kiefergelenk der Säugetiere indes spielt dieser Uebergang jedoch noch eine besondere Rolle wegen der Mächtigkeit der hier zur Entfaltung gelangenden Knorpelmassen. Denn ganz allgemein ist hier Knorpel im Squamosum und im Condylus vorhanden (FÜRBRINGER 04). Neuerdings hat ihn KJELLBERG für den Menschen und das Rind beschrieben. Schon embryonal tritt bei 33,5 cm langen menschlichen Embryonen an diesen Stellen Knorpel auf unterhalb einer Bindegewebslage, die dem Knorpel als Periost aufsitzt.

Der Befund bei Monotremen war nun nach zwei Richtungen hin zu verfolgen, bevor weitere Schlüsse aus ihm gezogen werden konnten. Erstens: Wie verhalten sich die Gelenkflächen des Quadratoarticulargelenkes der Sauropsiden dazu, und zweitens: Wie verhalten sie sich zu den Befunden an den Gelenkflächen des Kiefergelenkes höherer Säugetiere?

a) Kiefergelenk und Quadratoarticulargelenk.

Aus einer Untersuchung von VAN DER STRICHT (90) war mir bekannt geworden, daß an Körpergelenken von Vögeln eine feinfaserige Struktur vorkomme, die sich von der Oberfläche des Gelenkknorpels in die tieferen Lagen hinein erstreckte, und zwar in ganzer Ausdehnung der Oberfläche — nicht nur, wie bei Säugetieren an der Uebergangsstelle von Gelenkknorpel und Gelenkkapsel. Ich mußte natürlich untersuchen, welche Beziehungen zwischen dieser faserigen Bildung und der im Kiefergelenk der Monotremen vorkommenden besteht. Denn es war ja sehr wohl möglich, daß, wie so manche andere Einrichtungen des Monotremenkörpers, so auch ihre Gelenkflächen Sauropsidenmerkmale besäßen, ein Verhältnis, das dann natürlich für nähere Beziehungen zu dem Quadratoarticulargelenk sprechen würde. Es gelingt leicht, bei gut fixierten Kniegelenken z. B. die Strukturen wiederzufinden, die VAN DER STRICHT beschreibt. Ich habe es so bei den Kniegelenken eines Hänflings, eines Finken und eines Huhnes gesehen. Sehr zarte Faserbündel ziehen schräg von der Oberfläche in die Tiefe und endigen in einiger Entfernung von der Oberfläche des in der Tiefe liegenden Knochens von Femur

und Tibia. Zwischen diesem Knochen und dieser Bindegewebslage liegt ein echter hyaliner Knorpel, der sich nun in kompakter Masse zwischen den Fasern bis zur freien Gelenkoberfläche hinzieht. Weder an Gelenken von Amphibien (Triton, Salamander, Frosch) noch von Eidechsen habe ich Aehnliches gefunden. Die Aehnlichkeit zwischen der oben beschriebenen Bildung, insbesondere der von Ornithorhynchus ist nicht zu verkennen, namentlich wenn man die spitzbogenartige Anordnung der Fasern in Betracht zieht, die eine gleiche funktionelle Beanspruchung des Bindegewebes voraussetzen läßt. Dennoch wird man in diesen Zuständen nicht mehr, als zufällige Konvergenz zu erkennen vermögen, denn gewichtige Unterschiede bestehen trotzdem. Am besten lassen sie sich durch den Gegensatz ausdrücken: Im Kniegelenk der Vögel hyaliner Knorpel mit eingelagerten Fasern, im Kiefergelenk der Monotremen Bindegewebe mit eingelagerten knorpelartigen Elementen. Um so wichtiger ist es, daß nun gerade das Kiefergelenk der Vögel, wie auch das der von mir untersuchten Eidechsen keine Andeutung solcher bindegewebigen Strukturen zeigt. Ich habe einige Kiefergelenke von Eidechsen, sowie Kiefergelenke vom Finken und Hänfling auf Serienschnitten untersucht und dort Einrichtungen gefunden, wie sie sich am Kniegelenk, Ellbogengelenk, Schultergelenk, kurz an allen größeren Körpergelenken der Amphibien, Sauropsiden und Säugetiere finden, nämlich: freie Gelenkflächen aus hyalinem Knorpel, dessen oberste Lagen aus platten Zellen bestehen, — eine Gelenkkapsel, die mit Synovialfalten ringförmig vorspringt, — und einen Gelenkspalt, ohne Andeutung eines Meniscus.

Hiernach trage ich kein Bedenken, zu behaupten, daß rein histologisch das Kiefergelenk der Monotremen allein schon durch den Besitz seiner mächtigen faserknorpeligen Ueberzüge in scharfem Gegensatz zu der histologischen Einrichtung des Quadrato-articulargelenkes der Sauropsiden steht.

b) Das Kiefergelenk der Monotremen und der höheren Säugetiere.

Diese Vergleichung ist mir bisher leider nur in geringem Umfange möglich gewesen; sie stützt sich auf eigene Anschauung nur beim Menschen und der erwachsenen Fledermaus. Halte ich aber hierzu die Beschreibung von KJELLBERG, so ergibt sich, daß im Prinzip überall das Verhältniß der Monotremen, nämlich überall Knorpel und Bindegewebe vorkommen. In der Verteilung dieser beiden Gewebe bestehen allerdings große Verschiedenheiten.

Speziell möchte ich die Einrichtung bei der erwachsenen Fledermaus erwähnen, die in gewissem Sinne ein Extrem darstellt, insofern außer dem Meniscus keinerlei Bindegewebe mehr, weder im Condylus noch im Squamosum zu finden ist.

Diese Ergebnisse: Prinzipielle Verschiedenheit des Kiefergelenkes der Monotremen in seinen histologischen Einrichtungen von dem der Sauropsiden, dagegen Uebereinstimmung mit dem Kiefergelenk der Säugetiere in wesentlichen Punkten des feineren Baues, sprechen für eine genetische Verschiedenheit beider Gelenke in dem Sinne, daß wir uns das Kiefergelenk der Säugetiere als zwischen zwei Belegknochen ursprünglich als einen Schleimbeutel angelegt vorzustellen haben. Der Zustand der ersten Anlage, wie sie von GAUPP für *Echidna* und von KJELLBERG für den Menschen geschildert worden ist, steht mit dieser Auffassung in bester Uebereinstimmung. Eine Einsicht jedoch in das Wesen der weiteren Entwicklung des Säugetiergelenkes wird erst möglich, wenn wir eine klarere Vorstellung von der Entstehung und Herkunft des Knorpels im Kiefergelenk der Säugetiere gewinnen. Denn ganz anders als die rein deskriptiv-histologische Betrachtung stellt sich das Auftreten des Knorpels im Bindegewebe morphologisch dar. Wer überall nur die Erscheinung als solche sieht, ohne zu bedenken, daß jede noch so winzige Erscheinung nur das Glied einer durch große Zeiträume her sich erstreckenden Kette von Kausalzusammenhängen ist, der wird leicht mit der Deutung: Knorpelentstehung aus Bindegewebe zufrieden sein. Demgegenüber hat allein GEGENBAUR in diesen oft beobachteten Erscheinungen ein Problem erblickt, das er mit dem alten Problem der Urzeugung und der Zellentstehung in freien Blastemen als gleichwertig auffaßt. Wie wir jede Zelle nur von einer Mutterzelle ableiten, so gibt es auch nur die Möglichkeit, Knorpel von Knorpel entstehen zu lassen, und jene Entstehung von Knorpel aus Bindegewebe beweist so lange nichts, bis nicht in einer wirklich die kausalen Zusammenhänge berücksichtigenden Untersuchung jede Beziehung des scheinbar heterotopischen Knorpels zu älterem Knorpel ausgeschlossen ist (ich verweise auf die ausführliche Darstellung in GEGENBAURS vergleichender Anatomie, Bd. I, p. 591).

Dieser Forderung ist nun leider nur in geringem Maße Genüge geschehen, denn in den zahlreichen Abhandlungen über die Entwicklung des Unterkiefers (cf. Anmerk. 7) handelt es sich zuallermeist um die Beschreibung der Tatsache, daß in dem Condylus mandibulae, wie auch im Proc. coronoides und am Angulus

mandibulae selbständige, isolierte Knorpelcentra auftreten. Wir wissen zwar viel über die Genese des Condylus mandibulae, dagegen bisher wenig über die Genese des gesamten Kiefergelenkes und die Beteiligung primordialer Knorpelstücke daran. Während nun nach älteren Darstellungen (SCHAFFER 88; HENNEBERG 94) und in der neueren von KJELLBERG (04) eine Beteiligung des MECKELschen Knorpels an der Knorpelbildung im Condylus nicht erfolgt, finden sich wichtige Angaben über eine solche Beteiligung bereits in einer alten Untersuchung von BAUMÜLLER (79). Bei Schweinsembryonen steht hiernach der MECKELsche Knorpel ursprünglich mit dem Hammer in kontinuierlicher Verbindung. Bei einem 12 cm langen Embryo bildet sich diese Verbindung zwischen Kieferwinkel und Hammer zurück, während der MECKELsche Knorpel aufsteigend bis in den Gelenkkopf hineinragt. Neuerdings schildern nun auch DRÜNER (04) bei der Maus und FUCHS (05) beim Kaninchen die Entstehung des Condylus aus einer Knospe des MECKELschen Knorpels. Ich bin geneigt, in der Tat den MECKELschen Knorpel als Mutterboden für einen Teil des im Condylus entstehenden Knorpels anzusehen, wodurch die Frage zum Teil im Sinne GEGENBAURS entschieden wäre. Nur darüber, ob diese Genese sich noch stets ontogenetisch nachweisen läßt, oder ob z. B. beim Menschen schon auf jüngeren Stadien (HENNEBERG, KJELLBERG) eine Abgliederung der Condylusanlage vorliegt, ist vorab noch keine Entscheidung zu treffen. Da mit größerer Freiheit der Kaubewegung auch die Länge des Astes zunimmt, so wird eine cänogenetische Selbständigkeit dieses Knorpels im Condylus in vielen Fällen in der Anlage bemerkbar werden können (siehe das Kleingedruckte auf p. 594). Schwierigkeiten für die morphologische Bedeutung würde dies Verhältnis für denjenigen nicht machen, der im Condylus das Articulare der Sauropsiden erblickt und der eben gerade diesen Befund als eine Bestätigung seiner Annahme betrachten würde. Die Ausdehnung des MECKELschen Knorpels weiter distal zum Hammer jedoch kompliziert in sehr beträchtlicher Weise die sonst so einfache Sachlage (cf. Anmerk. 1).

Nur ein Kiefergelenk, wie das von Echidna, gewährt die Möglichkeit eines Einblickes in den Zusammenhang. Denn hier ist das Dentale noch nicht mehr als eine Schale, die auf dem MECKELschen Knorpel liegt und die an einer Stelle vor dem Ende dieses Knorpels eine schleimbeutelartige Artikulation mit dem Periost des Squamosum erhält. Eine

buckelförmige Vorwölbung des MECKELschen Knorpels an dieser mechanisch dauernd in Anspruch genommenen Stelle muß der Ausgang für die tiefe Knorpelschicht am Unterkiefer sein.

Was die Monotremen anlangt, so scheint mir also die tiefe Lage von hyalinem Knorpel, die bei beiden Familien vorkommt, nur vom MECKELschen Knorpel ableitbar zu sein, obwohl ontogenetisch gerade bei diesen Formen noch nichts darüber bekannt geworden ist.

Allein große Schwierigkeiten bereitet nun die Frage, ob die Abkunft vom MECKELschen Knorpel und einem kranialen Knorpelstück auch die in der faserknorpeligen Lage vorkommenden eingekapselten Zellen zu erklären vermag, die dort neben Bindegewebszellen und neben Uebergangsformen eine große Rolle spielen¹⁶⁾.

Es wäre denkbar, daß unter der funktionellen Einwirkung des tätigen Gelenkes Knorpelzellen aus der tieferen Schicht in die ursprünglich rein bindegewebige Periostlage hineingewandert wären. Hierbei liegt die Schwierigkeit vor, daß wir ja kontinuierliche Uebergänge zwischen den oberflächlichen Bindegewebszellen und den tieferen eingekapselten Zellen beobachten. Die andere Deutung aber, daß die gesamten Zellen der oberflächlichen Schicht durch Umwandlung aus ursprünglichen Knorpel entstanden seien, ist zurückzuweisen, weil, selbst unter der Voraussetzung einer primordialen Anlage des Gelenkes, hier eine Gewebstransformation angenommen werden müßte, die völlig ohne Gleichen und auch völlig außerhalb jeder Erfahrung wäre.

Es bleibt vorab, will man sich nicht zu weit von den Tatsachen entfernen, nur übrig, anzuerkennen, was die Präparate lehren: nämlich die Existenz eingekapselter und von dem hyalinen Knorpel durch scharfe Grenze geschiedener Bindegewebszellen in tieferen Lagen eines modifizierten Periostes¹⁾. Bedenken wir, wie weit wir von einer histologischen Erforschung der feinsten Verhältnisse des Knorpels entfernt sind, so wird man sich solcher Anschauung anschließen können, in der Erwägung, daß unsere Kennzeichnung eines Gewebes als „Knorpel“ nur die groben Aeußerlichkeiten trifft, und daß das Bindegewebe in seiner großen Anpassungsfähigkeit sehr wohl pseudoknorpelige Strukturen in einer Art histologischer Konvergenz zur Ausbildung bringend gedacht werden kann.

1) Dieser Name „Modifiziertes Periost“ sei vorab für die Ueberkleidung des Condylus vorgeschlagen und festgehalten.

Als Ursache dieser Umwandlung aber ist der Reiz anzusehen, den das tätige Gelenk auf die Periostlage ausübt.

In seiner Art ein Analogon zu diesem Auftreten scheinbar artfremder Gewebselemente im Bindegewebe ist die Erscheinung des Epithels in der Auskleidung der Gelenke, der Gefäße und gewisser Cysten (Ovarial-), wo physiologische und pathologische Höhlenbildungen von Elementen ausgekleidet werden, die sonst nur freien Oberflächen des Körpers zukommen. Hier wie dort besteht für die Auffassung die Schwierigkeit, ob es sich um Bindegewebszellen oder die Zellen der anderen Gewebsgruppen handle. Hier wie dort aber wird die Entscheidung wohl dahin zu treffen sein, daß es sich um Bindegewebe handelt, daß aber die Bindegewebszelle die Fähigkeit zu weitgehender Anpassung in sich trägt und daß es uns nicht wundern darf, wenn sie hier die Gestalt einer Knorpelzelle, dort die einer Epithelzelle annimmt, weil sie selbst ja im letzten Grunde betrachtet nichts anderes ist, als eine aus dem Verbande des Epithels geschiedene modifizierte Epithelzelle.

Für die Erklärung der Herkunft der tiefen Knorpelschicht im Squamosum bestehen Schwierigkeiten für die REICHERTSche Lehre. Aber auch für die Annahme einer Homologie mit dem Quadratoarticulargelenk bestehen sehr große Mißstände, wie sich bei DRÜNER zeigt, der die Gelenkfläche vom Quadratum ableitet, aber eine Konkreszenz zwischen ihm und einem bindegewebig präformierten Squamosum annimmt, das seinerseits homolog dem knorplig präformierten Quadratum der Amphibien + deren membranös vorgebildetem Paraquadratum sei. Bei den Säugetieren (Maus) liefere das Quadratum aber nicht nur die Gelenkfläche, sondern auch den Discus und einen Teil des MECKELschen Knorpels.

Ich selbst halte es nicht für ausgeschlossen, daß das Petrosum unter mechanisch ähnlichen Bedingungen eine Knorpelknospe in das Squamosum eingesenkt habe, wie der MECKELsche Knorpel in das Dentale, doch ist diese Frage zunächst als unbeantwortbar zu betrachten (cf. auch FÜRBRINGER 04, p. 601).

Es bleibt nun schließlich, bevor wir zu einem abschließenden Ueberblick über die Ergebnisse der deskriptiven und vergleichenden Darstellung gelangen, noch ein vierter Punkt zu erörtern, nämlich

4. Die Beziehungen des Pterygoideus externus zum Kiefergelenk und die Entstehung des Kiefergelenkmeneus.

Der erste, der die Genese des Kiefergelenkmeneus mit dem Pterygoideus externus in ursächlichen Zusammenhang gebracht hat, ist KJELLBERG gewesen. Wenn ich mich auch seiner oben (p. 555) gegebenen Deutung nicht anschließen vermag, so hat mich seine Darstellung doch bei meinen eigenen Untersuchungen

in bestimmter Weise geleitet, weswegen ich hier ausdrücklich darauf hinweise. Von den Erklärungen der Genese des Meniscus bis auf KJELLBERG scheint mir außer derjenigen von BROOM und der von PARKER (00), die in ihm das Homologon eines auch im Kieferbogen der Sauropsiden vorhandenen Skelettelementes erblicken (Näheres s. bei KJELLBERG, p. 160), nur die von PARSONS (00) Bedeutung zu besitzen, der den Meniscus als ein nur den Säugetieren zukommendes Element auffaßt. Wenn auch PARSONS keine genetische Ableitung dieser Einrichtung versucht, so hat er doch einige Beobachtungen gemacht, die ich der Darstellung meiner eigenen Ansicht voraufschieben muß. Auch PARSONS, der über ausgedehnte Beobachtungen an vielen Säugetierordnungen verfügte, betont, daß die Monotremen keinen Meniscus besitzen. Von allen höheren Säugetieren fehlt nach PARSONS der Meniscus nur bei Dasypus und Dasyurus. Nur bei den Monotremen handelt es sich nach PARSONS um ein ursprüngliches Fehlen, während bei dem Marsupialier Dasyurus und dem Edentaten Dasypus der Meniscus nur „unterdrückt“ sei. PARSONS halt ihn für eine bei den Säugetieren neu erworbene Einrichtung, die in Anpassung an neue Funktionen entstanden sei und sich aus dem umgebenden Gewebe differenziert habe. Wäre er — so schließt PARSONS — eine ererbte Struktur, so müßten ihn die Monotremen vor allem besitzen. Von den Beobachtungen, die PARSONS weiterhin gemacht hat, ist zu erwähnen, daß er den Meniscus in vielen Fällen dem Unterkiefer innig ansitzend gefunden hat, so daß (z. B. bei den Wiederkäuern) zwischen Schädel und Meniscus mehr Raum bestene als zwischen Meniscus und Condylus. Ebenso ist er bei Manis dem Unterkiefer eng angeheftet.

Was nun die Schlußfolgerung anlangt, die PARSONS aus diesen Tatsachen zieht, so glaube ich ihm völlig darin beipflichten zu müssen, daß der Meniscus kein Erbstück der Säugetiere, sondern eine Neuerwerbung darstellt, doch kann nicht das umgebende Gewebe als Mutterboden für diese Bildung angesehen werden, ebensowenig kann man den Meniscus als Rest eines ursprünglich vorhandenen Zwischengewebes auffassen. Eine solche Genese würde wohl auf die Menisci z. B. des Kniegelenkes passen. Für den Discus articularis ist sie schon aus dem von KJELLBERG angegebenen Grunde schwerer denkbar, weil die Andeutung des Meniscus bereits vor der Differenzierung des Gelenkes ontogenetisch auftritt, also nicht wohl der Rest eines Gewebes, sondern die selbständige Anlage eines Gelenkbestandteiles sein muß. Diesem vielleicht nicht ganz überzeugenden Grunde können wir aber den zweiten stichhaltigen hinzufügen, daß es bei Monotremen ein

Kiefergelenk gibt, in dessen Entwicklungsgeschichte, wie GAUPP gezeigt hat, keinerlei „Zwischensubstanz“ vorkommt.

Als Ausgangspunkt der Differenzierung des Meniscus der Säugetiere fasse ich nun die faserknorpelige Ueberkleidung des Unterkiefers von *Echidna* auf, in die eine mittlere Portion des *Pterygoideus externus* hineinzieht, und vertrete die Annahme, daß diese faserknorpelige Platte bei einer bestimmten Kombination in der Wirkung der Kaumuskeln eine Lockerung ihrer Verbindung mit dem *Condylus* erfahren habe und in Verbindung mit einer Portion des *Pterygoideus externus* ein selbständiger Bestandteil des höher differenzierten Kiefergelenkes der Säugetiere geworden sei.

Die Begründung dieser Anschauung liegt zunächst in einigen Tatsachen, die ich zum Teil schon hervorgehoben habe: so zunächst in der scharfen Abgrenzung des modifizierten Periosts gegen den Knorpel bei den Monotremen. Ferner in dem stets sehr innigen Anschluß des Meniscus an den Unterkiefer bei höheren Säugetieren, weiterhin in der ungleichen Größe der beiden Gelenkkavitäten und schließlich in den bereits embryonal vorhandenen Beziehungen zwischen der Sehne des *Pterygoideus externus* und der Anlage des Meniscus. Hierzu möchte ich zwei Beobachtungen an höheren Säugetieren fügen, die bisher noch nicht erwähnt worden sind: die erste betrifft das Kiefergelenk des Menschen und ist von mir in zwei Mitteilungen (06) geschildert worden. Sie behandeln die Höhenvariationen des *Tuberculum articulare*. Diesen Höhenvariationen entsprechen Wölbungsverschiedenheiten nicht etwa am *Condylus* des Unterkiefers, sondern am Meniscus, so daß also erst *Condylus* plus Meniscus eine Anpassung an die Gelenkfläche des *Squamosum* erfahren, so wie es sonst an Körpergelenken ein Gelenkende an die Form des anderen erfährt. Hierin spricht sich sehr klar die Zugehörigkeit des Meniscus zum *Condylus* aus. Der Meniscus ist das selbständig gewordene, modifizierte Periost des Dentale.

Dies zeigt zum Schluß das Verhalten der Gelenkflächen bei der zufällig von mir untersuchten Fledermaus. Hier ist der *Condylus* selbst vollkommen knorpelig. Man könnte ihn von einer beliebigen Gelenkfläche eines primordial angelegten Körpergelenkes nicht unterscheiden, wenn nicht als eine Kappe, durch einen schmalen Spalt von ihm getrennt, der bindgewebige Meniscus ihm aufsäße, als Zeugnis für die einstige bindegewebige Ueberkleidung des gesamten *Condylus*

Ich kann es nicht unterlassen darauf hinzuweisen, daß wir unter der Voraussetzung dieser Ableitung in dem Verhältnis zwischen Meniscus und Condylus ein wichtiges Kriterium für die Beurteilung der embryonalen Gelenkanlage besäßen, die von den Erforschern dieses Gebietes mehr zu berücksichtigen sein würde. Wenn im Laufe stammesgeschichtlicher Entwicklung eine Tierform, z. B. die Fledermaus, einen Condylus erwirbt, dessen gesamtes modifiziertes Periost (also dessen ältester Gelenkbestandteil in die Bildung des Meniscus aufgeht, so wird ontogenetisch natürlich hier der stammesgeschichtlich älteste Bestandteil in scheinbar untergeordneter Rolle als „Zwischensubstanz“ erscheinen. Der jüngere aber, hier als reine hyalinknorpelige Knospe, wird das mikroskopische Bild so sehr beherrschen, daß man in dem gesamten Gelenkkopf des Unterkiefers eine primordiale Anlage erblicken zu können glaubt, was eben auf diese Weise nicht entschieden werden kann.

Die hier vorgetragene Anschauung ist zunächst als eine provisorische zu betrachten, da für eine so bedeutsame Ableitung eines bisher morphologisch zweifelhaften Gebildes die angeführten Gründe natürlich nicht genügen. Doch können erst weitere, noch nicht abgeschlossene Untersuchungen einen genaueren Einblick in die Entstehung des Meniscus geben. Die größere Freiheit in der Bewegung des Gelenkes, die meiner Ansicht nach die Lösung der Sehnenkappe befördert, hat auch andere Folgen für die Differenzierung des Kiefergelenkes: am Squamosum die Bildung einer „Facies praeglenoidalis“, am Unterkiefer die Entstehung des „aufsteigenden Astes“. Die Aufklärung der Korrelation zwischen diesen Umgestaltungen ist die Aufgabe der Untersuchungen, die ich mir bereits seit längerer Zeit angelegen sein lasse. Hierüber wäre zum Schlusse nur das eine hinzuzufügen: Vornehmlich eine kräftige Vor- und Rückwärtsbewegung konnte förderlich für die Lösung der Sehnenkappe sein, also eine Nagertätigkeit des Gebisses. Da nach GAUPPS Schilderung schon Echidnaembryonen die Beziehung des Muskels zur Sehnenkappe aufweisen, so ist zu schließen, daß schon die bezahnten Stammformen von Echidna diese Anordnung besaßen, und beuteltierartige, nagende, direkte Nachkommen dieser Stammform müssen es gewesen sein, die den freien Meniscus erworben haben. Die einseitige Sonderstellung von Ornithorhynchus zeigt sich auch hier darin, daß bei ihm eine so innige Beziehung des Pterygoideus externus zu dem modifizierten Periost des Unterkiefers nicht nachweisbar ist. Nicht von den Verhältnissen bei Ornithorhynchus, sondern von denen bei einer Stammform von Echidna ist der Meniscus der höheren Säugetiere abzuleiten.

III. Abschluß.

Ich fasse die Ergebnisse meiner systematischen und vergleichenden Darstellung des Kiefergelenkes der Monotremen folgendermaßen zusammen: Das Kiefergelenk der primitiven Säugetiere ist in der Triaszeit (HAECKEL) nach Ausbildung der Milchdrüsen (FÜRBRINGER) durch Anlagerung eines Fortsatzes des Dentale gegen das Squamosum entstanden. Das durch die Vorwölbung des Gehirnes nach abwärts verlagerte Squamosum entfaltet sich unter dem Einfluß mehr oder weniger starker Kautätigkeit ursprünglich in verschieden weiter Lage am Schädel. Seine Lage wird mitbestimmt durch die Entwicklung des Os intertemporale und durch die Verlagerung des Ohres, die ihrerseits mit der Umbildung des Pterygoids und des harten Gaumens zusammenhängen.

Die ursprüngliche Form des Kiefergelenkes ist ein zwischen den Periostlagen des Squamosum und Dentale entwickelter Schleimbeutel. Die weitere mechanische Einwirkung der Kautätigkeit führt zu einer Beteiligung des MECKELschen Knorpels, der als eine Knospe unterhalb der Gelenkfläche in das Dentale einwächst (und des Petrosium, das sich in gleicher Weise in das Squamosum einsenkt?). Gleichzeitig wird durch denselben Einfluß das ursprüngliche Periost zum „modifizierten Periost“, indem die Bindegewebszellen seiner tiefen Lagen sich zu eingekapselten, knorpelartigen Zellen umbilden. Der Pterygoideus externus steht mit diesem modifizierten Periost in Verbindung. In der Begrenzung des Gelenkspaltes bleibt das lockere Bindegewebe bestehen.

Im Eocän tritt eine Differenzierung der Monotremen auf, die sich auch in der Beschaffenheit der Kiefergelenke äußert. Ornithorhynchus ist der Ausläufer einer nagerartig spezialisierten Monotremenabteilung. Die Lage der Gelenkfläche ist durch abweichende Entfaltung der oben erwähnten Knochen verschoben. Stärkere Beanspruchung des Gebisses führte zu einer Reduktion des lockeren Bindegewebes in der Begrenzung des Gelenkspaltes und zu einer regelmäßig geformten Anordnung der Bindegewebszüge im modifizierten Periost. Der Pterygoideus externus verliert seine innige Beziehung zu diesem Periost.

Von einer nicht spezialisierten Monotremenform stammt Echidna ab. Obwohl bei der lebenden Echidna die Kautätigkeit nicht in der Weise der höheren Säugetiere geschieht, knüpfen die Einrichtungen der Kiefergelenke der Säugetiere dennoch an die Zustände von Echidna an. Die Insertion einer mittleren Portion des Pterygoideus externus an das modifizierte Periost und die Lage der

Gelenkfläche bilden die wichtigste Gemeinsamkeit zwischen Echidna und den höheren Säugetieren. Diese Periostlage hat sich bei marsupialierartigen, nagenden, direkten Nachkommen der Stammform von Echidna zu einem freien Meniscus umgebildet.

Anmerkungen und literarische Nachweise.

1) DRÜNER (04) und FUCHS (05) halten gegenwärtig wieder an der kompletten Homologie zwischen dem Kiefergelenk der Säugetiere und dem Quadratoartikulargelenk der übrigen Wirbeltiere fest. Speziell DRÜNER vertritt die Auffassung, daß der MECKELSche Knorpel den Gelenkknorpel des Unterkiefers liefere, das Quadratum der Amphibien dagegen wieder zu finden sei: 1) in der knorpligen Gelenkfläche des Squamosum, 2) in einem Teil des MECKELSchen Knorpels (l. c., p. 273), 3) in einem Teil des Hammers und 4) in dem Kiefergelenkmeniscus. Diese, einem primordialknorpligen Gelenkteil, dem Quadratum, angehörige Gelenkfacette tritt nach DRÜNER mit einem bindegewebig präformierten Knochen, dem Squamosum, in Beziehung, das DRÜNER mit einem Teil des knorplig präformierten Quadratum der Amphibien + deren membranös präformierten Paraquadratum homologisiert. Das Hammer-Amboßgelenk ist nach DRÜNER eine bei Säugetieren neuauftretende Gliederung gewisser Teile des mächtigen Quadratknorpels der Amphibien. Unter den Gründen, die beide Autoren gegen die Homologisierung von Hammer-Amboß- und Quadratoartikulargelenk anführen, steht ihnen in erster Linie die Topographie beider Gelenke. Unabhängig voneinander gelangen sie durch das Studium der Entwicklungsvorgänge bei der Maus (DRÜNER) und beim Kaninchen (FUCHS) zu der Anschauung, daß topographisch-anatomische Bedenken gegen die REICHERTSche Auffassung sprächen: Das Hammer-Amboßgelenk liegt dorsal von der Spitze der ersten Schlundtasche und ragt bei erwachsenen Tieren nur in den dorsalen Teil der Paukenhöhle hinein; das Quadratoartikulargelenk dagegen liegt lateral und ventral zur Paukenhöhle. „Bei Selachiern, Amphibien und Sauropsiden — sagt DRÜNER (l. c. p. 266) — ist die Lage des Kiefergelenkes ventral von dem dorsalen Teile der 1. Schlundspalte so typisch, daß selbst die ausgefallenste Heterotopie eine Verschiebung an die Stelle der dorsalen Spitze und sogar noch dorsal über sie hinaus nicht erklärlich machen könnte . . .“

Es möchte mir scheinen, als ob man die topographischen Beziehungen der Gehörknöchelchen zur 1. Schlundtasche, die ja ihrerseits auch nur der ontogenetische Ausdruck einer von den Säugetieren erworbenen Lage der Gehörknöchelchen sein kann, nicht als ausschlaggebend für die vorliegende Frage betrachten darf, da ja vor allem die Paukenhöhle selbst in ihrer Lage von sehr vielen Umständen abhängig ist und nicht allein von der

Entfaltung der Lobi temporales des Gehirnes abhängt, sondern auch von der Differenzierung des Gaumens beherrscht wird. Konsequenterweise müßte man sonst dazu gelangen, die beiden Kiefergelenke von *Echidna* und *Ornithorhynchus* nicht für homolog zu halten, da sie ja zum Mittelohr eine völlig abweichende Lage einnehmen. Aber auch in einer anderen Hinsicht zeigen ausgedehnte morphologische Untersuchungen, wie sie jüngst von VAN KAMPEN (05) publiziert worden sind, daß das Cavum tympani in späteren Stadien der Ontogenese die Tendenz besitzt, sich gegen die Gehörknöchelchen noch dorsal zu verschieben, ein Vorgang, der zur Bildung des sogenannten Recessus epitympanicus führt und mit der Bildung der Pars flaccida des Trommelfelles in Beziehung steht. Dieser Prozeß kann als Andeutung des Bestrebens betrachtet werden, alte stammesgeschichtliche, topographische Verhältnisse wieder herzustellen. An sich würde, meiner Ansicht nach, die abweichende Topographie nur dann ein zwingender Grund zur Aufgabe der REICHERTSchen Auffassung sein, wenn eine genaue Analyse aller Einflüsse, die auf die Lage des Mittelohres einwirken, durchgeführt wäre, und wenn nachgewiesen wäre, daß diese veränderte Lage des Mittelohres für die ontogenetische Anlage der 1. Schlundspalte bedeutungslos bleibt.

Einen zweiten Grund gegen die Homologie des Hammer-Amboß- und Quadratoartikulargelenkes erblickt DRÜNER darin, daß das Hammergelenk keinerlei Beziehungen zum Trigeminus besitzt, während hingegen der Trigeminus zum Kiefergelenk der Säugetiere ähnliche Beziehungen habe, wie zu dem der Sauropsiden und Amphibien. Der N. mandibularis gibt den N. alveolaris inferior und den N. intermandibularis (auriculo-temporalis) ab, die bei Amphibien und Säugetieren „außen vom Knorpel“ zwischen Knorpel und Knochen, und zwar in „unmittelbarer Nähe des Kiefergelenkes“ gelegen sind.

Gegenüber diesen beiden Autoren (FUCHS und DRÜNER) haben sich in letzter Zeit zwei andere Forscher erneut für die alte REICHERTSche Lehre ausgesprochen. Zunächst VAN KAMPEN (05), der zugleich für das Tympanicum eine neue Ableitung aus einem Deckknochen des Sauropsiden-Unterkiefers versucht; ganz besonders aber ist zu beachten, daß GAUPP, der gründlichste lebende Kenner des Wirbeltierschädels, seine Autorität für die Homologie des Hammer-Amboßgelenkes mit dem Quadratoartikulargelenk eingesetzt hat (05 b). Wie DRÜNER zieht auch GAUPP die Weichteile zur Beurteilung mit heran, gelangt aber zu anderen Ergebnissen. 5 Gründe führt er an, die dafür sprechen, daß das Kiefergelenk der Säugetiere eine vor dem Quadratgelenk bei Säugetieren neu entstandene Bildung sei: 1) die Existenz des sogenannten Postoperculare, das dem Proc. Folii homolog ist und von der Chorda tympani durchbohrt wird; 2) die Tatsache, daß bei den Sauropsiden der N. mandibularis und die Chorda tympani im Canalis alveolaris verlaufen und der N. lingualis aus diesem Kanal austritt, dagegen bei Säugetieren die genannten Nerven vor dem Eintritt des Mandibularis in den Kanal von ihm abgehen; 3) den Verlauf des N. mylohyoideus, der bei Säugetieren, so lange ein MECKELScher

Knorpel existiert, außen von ihm am Ramus ascendens liegt, an einer Stelle, an der er sich dauernd bei Amphibien findet; 4) die Lage des Auriculo-temporalis, der bei Amphibien und Reptilien vor, bei Säugetieren hinter dem Kiefergelenk liegt; endlich 5) die Existenz eines vom Trigeminus versorgten Muskels zwischen Petrosus und Unterkiefer, der kein Homologon bei Amphibien und Sauropsiden besitzt (vergl. auch oben p. 556 und 568).

Der weitere Inhalt von GAUPPS Vortrag versucht eine Widerlegung jener Ansicht, die DRÜNER in die Worte faßt: „Der Gedanke an Uebergangsformen führt auf morphologische und physiologische Unmöglichkeiten.“ Man ersieht aus GAUPPS Darstellung, daß selbst eine Ableitung von den hochdifferenzierten Sauropsiden physiologisch denkbar ist.

Es läßt sich behaupten, daß, während die soeben erörterten Anschauungen nur den Wert von Meinungen haben, es eine Tatsache gibt, die unweigerlich im Sinne der REICHERTSchen Lehre spricht: das ist die Kontinuität zwischen MECKELSchem Knorpel und Hammer. Ueber die Bedeutung dieser Verbindung für den Fall, daß das Kiefergelenk alter Wirbeltiere eine homologe Bildung wäre, sagt FUCHS vorab nichts (p. 173, l. c.), während DRÜNER erklärt, es handele sich hier um eine Verschmelzung von Skelettelementen, wie sie auch sonst mehrfach bei Wirbeltieren zu beobachten sei, ohne daß solche Skelettelemente dann genetisch einem einzigen Stücke entstammten. Es handelt sich nach ihm um eine „funktionelle Anpassung an die Notwendigkeit, eine provisorische Stütze zwischen Unterkiefer und Labyrinthkapsel zu schaffen, eine Cänogenie“. Ist nun aber die knorplige Anlage des Unterkiefers bei Säugetieren komplett homolog der Anlage bei Amphibien: warum bedarf dann diese solcher Stütze nicht? Oder: wenn die Notwendigkeit dafür erst später eintritt: wie soll man sich den funktionierenden Zustand der Skeletteile denken, der zu allererst eine solche Stütze notwendig gemacht hat? Es kann sich doch, obwohl DRÜNER dies zu meinen scheint, bei dem embryonalen Auftreten solcher Stütze nicht um einen beim Embryo erst beginnenden, sondern nur um einen ihm vererbten Vorgang handeln. Sich die stammesgeschichtliche Entstehung solcher Verbindung, die später — ebenfalls im Laufe der Stammesgeschichte — wieder gelöst wird, um sich nur embryonal vorübergehend geltend zu machen, irgendwie kausal und physiologisch vorstellen zu wollen, führt zu keineswegs leichteren Problemen, als es dasjenige der Genese eines neuen Kiefergelenkes der Säugetiere ist. Nun geben beide Autoren, DRÜNER und FUCHS, eine sehr interessante Modifikation in der Entstehung jener Verbindung an, die nämlich nicht von Anfang an, wie frühere Darstellungen wollten, kontinuierlich ist, sondern sich erst später zwischen dem bereits knorplig ausgebildeten MECKELSchen Knorpel und dem gleichfalls völlig knorpligen Hammer herstellt. DRÜNER, der allem Anschein nach den MECKELSchen Knorpel aus 2 Komponenten herleitet (l. c., p. 273), erblickt in dieser Verbindung die sekundäre Vereinigung zweier genetisch nicht zu-

sammengehöriger Elemente. Wenn wir aber wissen, daß ontogenetische Verschiebungen im Ausbildungsgrade der Organe vorkommen, die von der Funktion der fertigen Entwicklungsprodukte abhängen, so können wir in Hammer und MECKEL'schem Knorpel die frühzeitige Anlage der beiden funktionierenden Stücke, in dem Verbindungsstück, das erst später knorplig wird, die verzögerte Anlage des sich in stammesgeschichtlicher Rückbildung befindenden Stückes erkennen. Man könnte ja sonst z. B. mit demselben Rechte die genetische Zusammengehörigkeit des Proc. styloides und des kleinen Zungenbeinhornes leugnen!

Ich habe mich verpflichtet gefühlt, den Stand der Frage hier ausführlich zu erörtern; nicht um eine, völlig außerhalb meines Rechtes und meiner Erfahrungen liegende Kritik an der Darstellung der mehrfach erwähnten Autoren zu üben, sondern weil ich die Voraussetzung, die einem großen Teile meiner theoretischen Erwägungen zu Grunde liegt, eingehend zu begründen hatte.

2) Von Abbildungen der Schädelbasis habe ich die folgenden Werke zum Vergleiche benutzt: Für beide Monotremenfamilien die Dissertation von JOHANNES WAGNER (58), der einen Echidnaschädel von unten und von der Seite, ebenso einen von Ornithorhynchus in beiden Ansichten zeichnet; von d'ALTON (28) die Abbildungen auf Tafel II (Ornithorhynchus) und Tafel IV (Echidna); von DENKER (01), der auf Tafel XXI das Mittelohr von Echidna, auf Tafel XXII das Mittelohr und die Schädelbasis von Ornithorhynchus abbildet; vor allem aber die in Zukunft die Grundlage unserer Kenntnisse bildenden Tafeln von VAN BEMMELEN (01). — Von Echidna allein hat FLOWER (88) eine Abbildung gegeben (p. 225), ebenso WEBER einige (04, p. 319) und GAUPP (05a, p. 298). Für Ornithorhynchus allein die Abbildungen von MECKEL (28), der auf Taf. IV die Schädelbasis von unten und den Unterkiefer von oben her darstellt, auf Taf. VII eine Ansicht des Gaumens und des Pterygoideus internus gibt. Die Abbildungen von SIXTA habe ich nicht berücksichtigt, da sie nach der Kritik von VAN BEMMELEN wohl nicht mehr in Frage kommen. Die bei VAN BEMMELEN genannten Werke von GERVAIS, BRÜHL und KÖSTLIN konnte ich hier nicht erhalten.

3) Eine „Paukenhöhle“ existiert bei Echidna nicht, wie DENKER (01, p. 638) ausdrücklich betont, auch ESCHWEILER (99b, p. 586). Es ist daher in meiner Darstellung Fossa tympanica statt Cavum tympanicum gebraucht worden.

4) Hierbei möchte ich die bemerkenswerten Worte zitieren, die GAUPP an den Schluß seiner erwähnten Untersuchung (02) stellt, zugleich um einen Mangel meiner, wie der bisherigen Beschreibungen des Monotremenschädels aufzuzeigen. GAUPP bezeichnet als unbefriedigend die „Beschränkung auf den trockenen Sammlungsschädel, der doch nur ein Teil und manchmal sogar ein recht bescheidener Teil des Gesamtschädels ist. Auch die Mitberücksichtigung der Weichteile, speziell der Nerven, kann über viele

Punkte nicht aufklären. Zweifellos sind gerade die Nerven von äußerster Wichtigkeit. . . . Aber wer sich damit begnügt, ein Foramen, aus dem z. B. der Facialis austritt, als For. stylomastoideum, das Loch des III. Trigeminiastes als Foramen ovale . . . u. s. w. zu bezeichnen, der kann ganz sicher sein, daß ihm vielfach Irrtümer passieren werden.“ — Eine Darstellung des Primordialcraniums der Monotremen wird vielleicht in Kürze erscheinen und das in meiner Darstellung unbeantwortet Gebliebene erklären helfen.

5) „Auf die einzig dastehende Rotation der Unterkieferhälften von *Echidna*, derart, daß im hinteren Drittel die Seitenfläche zur vorderen Fläche geworden ist, hat CH. WESTLING hingewiesen“ — so zitiert M. WEBER. Die Arbeit von WESTLING lautet ihrem Titel nach: „Anatomische Untersuchungen über *Echidna*“ und ist erschienen in „Bih. t. Svenska Ak. Handl., XV, 1889 (cf. WEBER, p. 833). Ich habe mich vergeblich bemüht, diese Arbeit im Original zu erhalten.

6) Der genauere Inhalt dieser Arbeit, soweit das Os pterygoides in Betracht kommt, ist in Kürze der, daß bei *Echidna* ein Skelettelement besteht, das bisher völlig unbekannt geblieben ist, aber in seiner Lage völlig der inneren Lamelle des Flügelfortsatzes der höheren Säugetiere entspricht. Es enthält keinen Knorpel, wie sonst häufig die Anlage der inneren Lamelle, sondern entsteht rein bindegewebig. Der bisher als Pterygoid aufgefaßte Knochen trägt allein diesen Namen mit Recht, weil er in seiner Lage nur als Pterygoid der Reptilien gedeutet werden kann. Hingegen hat die innere Lamelle des Flügelfortsatzes und ihr Homologon bei *Echidna* nichts mit dem Pterygoid der Reptilien zu tun, sondern muß als Homologon des Parasphenoids aufgefaßt werden.

7) Bei dem speziellen Gebiete, das ich mir zur Untersuchung für diesmal abgegrenzt habe, kommt die Literatur der übrigen Säugetierordnungen nur vergleichsweise in Betracht. Ich habe von einer eingehenden Besprechung der Literatur um so eher Abstand genommen, als sie von SCHAFER (88) vorgenommen worden ist und ich selbst sie bei meinen weiteren Untersuchungen heranzuziehen haben werde. Benutzt habe ich für diesmal die Darstellungen von SCHAFER (88), die Dissertation von HENNEBERG (94), sowie die Arbeiten von BAUMÜLLER (79), KJELLBERG (04), FÜRBRINGER (04).

8) FÜRBRINGER (04) bringt diese Lage der Gelenkfläche bei *Ornithorhynchus* mit der Länge des Kiefers in Zusammenhang, indem er auf die Erfahrung hinweist (p. 603), daß die freieste Ausbildung der Kieferbewegungen sich bei Formen mit kurzem Kiefer findet, daß hingegen längere Unterkiefer und eine nach hinten verlagerte Gelenkfläche sich bei Tieren mit geringerer und einseitig beschränkter Leistungsfähigkeit finden. Auch dies mag bei der Verlagerung eine Rolle spielen, wenngleich dieselben Einflüsse bei *Echidna* zu dieser Lage nicht geführt haben.

9) Ich möchte hier auf einen Irrtum hinweisen, der sich in der Darstellung von KJELLBERG (04) findet. Auf Fig. 8, p. 183 hat er die linke Hälfte einer Schädelbasis von *Ornithorhynchus* dargestellt, in der sich einwärts von der Fossa glenoidalis die obere Wand der Paukengrube eingezeichnet findet. Diese Höhlung ist als „äußere Mündung des knöchernen Gehörganges“ bezeichnet. Vielleicht handelt es sich hier nur um einen absichtlich summarisch gewählten Ausdruck. Denn ein „knöcherner Gehörgang“ kommt bei *Ornithorhynchus* gar nicht vor.

10) Ueber die *Mm. pterygoidei* sagt MECKEL (26), die einzige vorliegende Quelle: „*Pterygoidei, praecipue internus, fortes; ille maxillam introrsum, ductu transverso, hic praecipue antrorsum trahit.*“ — Das heißt also, trotz der unklaren Beziehungen des „*ille*“ und „*hic*“ (denn von einem „*externus*“ ist gar nicht die Rede), daß der *Pt. internus* den Kiefer nach einwärts zieht, eine Vorstellung, die sehr wichtig ist bei dem, was später über die Funktion der Kaumuseln bei *Ornithorhynchus* angeführt werden soll (cf. auch Anmerk. 12).

11) Ueber Kaubewegungen bei Tieren ist mir nur eine Darstellung bekannt geworden, nämlich die von KRABBE (93). Ich zitiere hieraus folgende, für den gegenwärtigen Ort meines Textes passende Stellen: (p. 36) „Bei den mit quergefalteten Backzähnen versehenen Nagern geschieht die Zerreibung des Futters wesentlich dadurch, daß der ganze Unterkiefer von der im Ruhezustand zurückgezogenen Stellung nach vorn gezogen wird, indem die Heber des Unterkiefers und wohl auch der *Pterygoideus externus* beiderseits tätig sind. Am stärksten tritt diese Art der Bewegung bei mehreren Nagern hervor“ . . . (p. 38) „Der Winkel mit der Kaufläche, unter welchem der *M. masseter* sich am Unterkiefer ansetzt, ist von der Bewegungsart beim Kauen abhängig. Wo eine ausgiebige Seitenbewegung (Wiederkäuer, Einhufer) stattfinden, und besonders wenn der ganze Unterkiefer mit voller Kraft nach vorn gezogen werden soll (Nager), ist der Winkel spitzer, als wo ein reines Ginglymusgelenk vorhanden ist (Raubtiere), oder wo die Kleinteilung des Futters durch direkten Druck geschieht (Schwein).“ . . . „Beim *Hydrochoerus* und anderen mit ihm verwandten Nagern ist es bekannt, daß ein Teil des Ursprungs des *M. masseter* weit nach vorn verschoben ist und die betreffenden Bündel durch das stark erweiterte For. infraorbitale gehen. Zugleich ist der Jochbogen, von welchem ein Teil des Muskels entspringt, stark gesenkt, und die Richtung des Muskels bildet somit einen sehr spitzen Winkel mit der Backzahnreihe, wodurch das Hervorziehen des Unterkiefers begünstigt wird.“

12) BREHM (p. 725) erklärt, daß die Freßwerkzeuge des Schnabeltieres beim Kauen eine eigentümliche Bewegung nach seitwärts besitzen; sollte hieraus zu folgern sein, daß auch bei *Ornithorhynchus* Rotationen vorkommen, so würde hierin indirekt eine Bestätigung dessen gegeben sein, was ich für *Echidna*

(s. p. 580/81) als Modus der Kaubewegung gefolgert habe. Denn auch WEBER (l. c.) spricht davon, daß die Unterkiefer von Ornithorhynchus einen geringen Grad von Torsion zeigen. Bei den von mir untersuchten Unterkiefern war diese Torsion allerdings so gering, daß als Ursache für die Angabe von BREHM nur die Zugrichtung des Pterygoideus internus übrig bliebe, der mit seinem Ursprunge nicht, wie sonst bei Säugetieren, über dem Ansatz liegt, sondern genau wie bei Echidna **medial** davon. So würde sich auch MECKELS Darstellung (s. o. Anmerk. 10) als zutreffend erweisen. Für die Rotation nach außen käme dann die antagonistische Wirkung mittlerer Bündel des Masseter in Betracht (vergl. auch Anmerk. 11).

13) Das Vorstehende nach GAUPPS Schilderung (95, p. 89—120), der neuerdings DRÜNER (04), soweit sie die Homologie des Squamosum bei Amphibien und Säugetieren anlangt, widerspricht.

14) Bei einem Vergleich des harten Gaumens von Echidna mit dem von Ornithorhynchus betrachtet VAN BEMMELEN die Ossa pterygoidea beider Tiere als homolog und ist der Ansicht, daß die Topographie der Gaumenknochen von Ornithorhynchus aus der von Echidna dadurch entstanden sei, daß das Os palatinum sich mit seiner medialen Ecke noch occipital verschoben habe. Hierdurch rücke das Pterygoid mehr seitlich zum Palatinum. Die trotz alledem verschiedene Lage der Gaumenknochen zu den großen Nervenlöchern des Keilbeins sind seiner Ansicht nach nicht maßgebend für die Homologisierung der Gaumenknochen, da der Komplex des Keilbeins in seinen Verschiebungen unabhängig von den Verschiebungen des Gaumenapparates sein könne. Mit dieser Bemerkung nähert sich der Autor durchaus dem, was ich im Texte selbst als wahrscheinlich hingestellt habe. Die Ursache für die bei beiden Familien der Monotremen verschiedene Art, in der der harte Gaumen sich nach hinten verlängert, beruht nach VAN BEMMELEN auf der Lebensweise, und zwar „geschah die Verlängerung bei Ornithorhynchus in Verband mit dem Nahrungserwerb unter Wasser, also aus demselben Grunde wie bei Krokodilen und Walen. Bei Echidna dagegen hing sie zusammen mit dem Ameisenfang, der auch die Verlängerung des Zungenapparates verursachte . . .“

15) Die Physiologie der Saugbewegungen bei tierischen und menschlichen Säuglingen war meines Wissens bis vor kurzem noch niemals Gegenstand einer Untersuchung gewesen, obwohl die Analyse dieser Bewegung, wie aus dieser Hypothese FRIBRINGERs erhellt, eine wichtige Aufgabe der Forschung darstellt. Kürzlich hat HASSE zum ersten Male in einer Abhandlung, betitelt: „Die Speichelwege und die ersten Wege der Ernährung und der Atmung bei dem Säugling und im späteren Alter“ (05) diese Frage behandelt. Er führt folgendes aus (p. 328): „So lange die Zähne fehlen, liegen bei geschlossenem Munde die Kiefernänder nicht aufeinander, wie man wohl, soweit ich sehe, bis dahin allgemein stillschweigend angenommen hat,

sondern es schiebt sich vorn die Zungenspitze zwischen sie bis an die Lippen und die Lippenspalte.... Mit dem ersten Auftreten der Schneidezähne tritt die Zunge zurück, und es beginnt sich hier das Cavum parotideum zur Aufnahme der Absonderung der Lippendrüsen zu bilden, und mit dem Durchbruch der hinteren Zähne dehnt sich dieser Speichelweg nach hinten aus und sondert sich und empfängt in immer steigendem Maße das Sekret der Ohrspeicheldrüse. Das Vorragen der Zunge bei den Säuglingen bis an die Mundspalte hat zur Folge, daß sich auch das Cavum sutorium oder salivale medium immer weiter nach vorn hin, bis in die Höhe der freien Kiefferränder ausdehnt, als es später nach dem Zahndurchbruch der Fall ist, und damit gelangt die Brustwarze auf einem nur kurzen Wege hinter der Mundspalte in den Saugraum. Es kann somit selbst eine verhältnismäßig kurze Brustwarze immer noch für das Geschäft des Stillens geeignet sein; auf alle Fälle wird aber die Ernährung des Säuglings durch diese Einrichtung in viel vollkommenerer Weise gesichert, als man sich bisher vorstellte. Alle diese Erscheinungen lassen sich nicht allein bei dem Menschen, sondern auch bei den Säugetieren gleichen Alters nachweisen.“ — Knüpft man an den Schluß dieser zitierten Stelle an, so ist ganz besonders wichtig die Erwägung, daß die Monotremen gar keine „Warze“ haben, sondern nur ein Drüsenfeld. „Da keine Zitzen vorhanden sind, kann das Junge sich nicht ansaugen; ich fand es stets frei im Beutel liegen. Größere Mengen Milch sah ich niemals im Beutel. Wahrscheinlich wird alles, was secerniert wird, sofort vom Jungen abgeleckt“ (SEMON 94, p. 8). Hiermit wäre das Extrem der von HASSE erwogenen Möglichkeit und zugleich die Notwendigkeit ganz speziell differenzierter Saugeinrichtungen gegeben. Soll die Zunge vorgeschoben und der Mund in eine zum Saugen geschickte Stellung gebracht werden, so ist dies nicht möglich ohne Verschiebung des Unterkiefers und gleichzeitige Oeffnung des Mundes, also jedenfalls durch eine Bewegung, wie sie den Sauropsiden und erwachsenen Amphibien völlig fremd ist.

16) Die Meinung FÜRBRINGERS (04, p. 600/601) läßt die Möglichkeit einer anderen Herkunft als vom MECKELschen Knorpel offen. Er verweist auf die Bildung der Geweih- und Stirnzapfen, wo Knorpel in einer Gegend auftritt, die dem Primordialcranium längst entfremdet ist. Er fährt fort: „Diese Gegend gehörte einstmals dem knorpligen Cranium an, und von da mag sie noch die virtuellen Keime für die Knorpelbildung im Bindegewebe bewahrt haben.“ Diese Ansicht für das Squamosodentalgelenk durchzuführen, würde sehr beträchtliche Schwierigkeiten darbieten.

Jena, den 12. Mai 1906.

Zitierte Literatur.

- 1824 D'ALTON, Die Skelette der zahnlosen Tiere, abgebildet und verglichen, Bonn.
- 26 JOH. FR. MECKEL, Ornithorhynchi Paradoxi Descriptio anatomica, Lipsiae.
- 58 JOHANNES WAGNER, De partibus mammalium os temporum constituentibus. Diss. inaug. Dorpati Livonorum.
- 68 BOEHM, Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der Gelenke. Inaug.-Diss. Würzburg.
- 76 VAN DER SLUYS, Zur Histologie der Synovialhaut. Niederl. Archiv f. Zoologie, Bd. III.
- 76 TILLMANNS, Zur Histologie der Synovialmembranen. LANGENBECKS Archiv f. klin. Chirurgie, Bd. XIX.
- 79 BAUMÜLLER, Ueber die letzten Veränderungen des MECKELschen Knorpels. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXXII.
- 82 HAGEN-TORN, Entwicklung und Bau der Synovialmembranen. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXI.
- 88 FLOWER, Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Deutsch von GADOW, Leipzig.
- 88 SCHAFFER, Die Verknöcherung des Unterkiefers und die Metaplasiefrage. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXII.
- 90 VAN DER STRICHT, Recherches sur le cartilage articulaire des oiseaux. Archives de Biologie, T. X.
- 91 BREHMS Tierleben, Allgemeine Kunde des Tierreichs. 3. Aufl. Säugetiere, Bd. III.
- 93 KRABBE, Einige Bemerkungen über die mechanischen Verhältnisse der Kauwerkzeuge und der Kaubewegungen. Dtsch. Zeitschr. f. Tiermedizin u. vgl. Pathologie, Bd. XIX.
- 94 SEMON, Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. SEMONSche Forschungsreisen. Jenaer Denkschr., Bd. V, 1894 bis 1897.
- 94 HAMMAR, Ueber den feineren Bau der Gelenke. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XLIII.
- 94 HENNEBERG, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Unterkiefers beim Menschen. Inaug.-Diss.
- 95 GAUPP, Beiträge zur Morphologie des Schädels. III. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. SCHWALBES Morpholog. Arbeiten, Bd. IV.
- 95 HAECKEL, Systematische Phylogenie, Bd. III, Wirbeltiere.

- 1897 RUGE, Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren. Festschrift für GEGENBAUR, Bd. III.
 - 98 GEGENBAUR, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. I.
 - 99 ESCHWEILER, Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugetiere. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. LIII.
 - 1900 PARSONS, The joints of mammals compared with those of man. Journ. of Anatomy and Physiology, Vol. XXXIV, N. S. XIV.
 - 01 VAN BEMMELEN, Der Schädelbau der Monotremen. SEMONSche Forschungsreisen. Jenaer Denkschr., Bd. VI.
 - 01 DENKER, Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. Jenaer Denkschr., Bd. VI.
 - 02 GAUPP, Ueber die Ala temporalis des Säugetierschädels und die Regio orbitalis einiger anderen Wirbeltierschädel. Anatomische Hefte, Arbeiten aus Instituten, Bd. XIX.
 - 04 DRÜNER, Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und der Maus. Anatom. Anz., Bd. XXIV.
 - 04 FÜRBRINGER, Zur Frage der Abstammung der Säugetiere. Festschrift für HAECKEL. Jena, Gustav Fischer. (Jenaer Denkschr., Bd. XI.)
 - 04 KJELLBERG, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kiefergelenkes. GEGENBAURS Morpholog. Jahrbuch, Bd. XXXII.
 - 04 WEBER, Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Jena, Gustav Fischer.
 - 05 FUCHS, Bemerkungen über die Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen bei Kaninchenembryonen (nebst Bemerkungen über die Entwicklung des Knorpelskelettes der beiden ersten Visceralbögen). Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Suppl.
 - 05 GAUPP, a) Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel. Anat. Anz., Bd. XXVII.
 - 05 — b) Die Nictitalmembran des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe. Verhandl. Anat. Gesellsch. 19. Vers. Genf.
 - 05 — c) Die Entwicklung des Kopfskelettes in HERTWIGS Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte, 23. und 24. Lieferung.
 - 05 HASSE, Die Speichelwege und die ersten Wege der Ernährung und der Atmung bei dem Säugling und im späteren Alter. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Heft. 4.
 - 05 VAN KAMPEN, Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. GEGENBAURS Morphol. Jahrbuch, Bd. XXXIV, Heft 3 u. 4.
 - 06 LUBOSCH, Ueber Variationen am Tuberculum articulare des Kiefergelenkes des Menschen und ihre morphologische Bedeutung. GEGENBAURS morphol. Jahrb., Bd. XXXV, Heft 1.
 - 05 — Ueber den Meniscus des menschlichen Kiefergelenkes. Anat. Anz.
-

Erklärung der Tafeln XXVI—XXIX.

Fig. 1. Schädel von *Echidna* von unten und leicht um die Längsachse nach rechts gedreht. Original im hiesigen anatomischen Institut.

Fig. 2. Schädel von *Ornithorhynchus*. Original im hiesigen anatomischen Institut.

Fig. 3 Linke Hälfte eines *Echidna*schädels. Kiefergelenk mit Kapsel, *M. pterygoideus externus*.

Fig. 4. Linke Hälfte eines *Ornithorhynchus*schädels. *M. detrahens mandibulae*, *M. pterygoideus internus*.

Fig. 5. Linker Unterkiefer von *Ornithorhynchus*, von innen gesehen, mit Ansatz des *M. pterygoideus externus*.

Fig. 1—5 mehr als natürliche Größe, etwa 10 : 9.

Fig. 6. Längsschnitt durch ein Kiefergelenk von *Echidna*. Lupenvergrößerung. Kombiniert aus 4 Serien. Serie 1 durch den occipitalen, Serie 2 durch den oralen Abschnitt des Gelenkes. Serie 3 und 4 durch das isolierte Squamosum, Serie 4 durch den isolierten Condylus mandibulae. Aus jeder Serie wurde ein Schnitt verwendet.

Fig. 7. Die Stelle * des Squamosum aus Fig. 6 bei stärkerer Vergrößerung (222 : 1).

Fig. 8. Querschnitt aus der Mitte einer Serie durch das rechte Kiefergelenk eines *Ornithorhynchus*. Lupenvergrößerung.

Fig. 9. Eine Stelle der Gelenkfläche des Unterkiefers aus derselben Serie bei stärkerer Vergrößerung (222 : 1).

Die Originale sämtlicher zu dieser Arbeit gehörigen Abbildungen (außer den Textfiguren 3 und 4) hat Herr AD. GILTSCH in gewohnter Meisterschaft mit großer Hingabe und Geduld nach meinen, sich bei andauernder Mitarbeit ergebenden Anforderungen hergestellt. Ich muß ihm an dieser Stelle dafür meinen besten Dank aussprechen. Die Nähte in Textfig. 1 und 5 sind zum Teil nach VAN BEMMELENS Originalen konstruiert.

Bei der Reproduktion sind die Tafelfiguren 6—9 um etwa $\frac{1}{10}$ verkleinert worden.

Beiträge zur Anatomie eines weiblichen Gorilla.

Gesammelt von
Prof. **W. Küken**thal, Breslau.

Während die anatomische Literatur über Orang-Utan, Chimpanse und Gibbon eine recht reichhaltige zu nennen ist, lassen unsere Kenntnisse der Anatomie des Gorilla noch immer viel zu wünschen übrig.

Der Grund liegt in der Schwierigkeit, geeignetes Material zu erwerben. Im Gegensatz zu den anderen Anthropoiden sind Gorillas nur sehr selten in zoologische Gärten gelangt, und es war ein besonders glücklicher Umstand, daß der Breslauer zoologische Garten im Besitze eines Gorillaweibchens war, das 7 Jahre lang am Leben blieb. Als es im Oktober 1904 starb, wurde es von mir für unser Zoologisches Museum erworben. In erster Linie mußte es mir natürlich darauf ankommen, eine möglichst naturgetreue dermoplastische Aufstellung des kostbaren Objektes für unsere Sammlung zu erhalten, und es ließ sich nicht umgehen, ein alsbaldiges Abpräparieren des Felles vorzunehmen, doch habe ich mir Mühe gegeben alle übrigen Teile gut zu konservieren, um anatomische Studien an ihnen zu ermöglichen.

Mehrere Kollegen erklärten sich zur Uebernahme der Bearbeitung einzelner Organe, wie Organsysteme bereit, und waren mit dem Plane einverstanden die betreffenden, in sich abgeschlossenen Publikationen gesammelt erscheinen zu lassen. Die Vorteile, welche eine solche einheitliche Veröffentlichung der an einem Exemplare gewonnenen Resultate bietet, brauche ich wohl nicht weiter zu begründen und bemerke nur, daß dieser ersten Serie von Bearbeitungen hoffentlich bald eine zweite folgen wird.

Breslau, im April 1906.

Beitrag zur Biologie des Gorilla.

Von

F. Grabowsky, Breslau.

Hierzu Tafel XXX.

Die nachfolgenden Mitteilungen beziehen sich auf ein Gorilla-weibchen, welches am 3. September 1897 in den Besitz des zoologischen Gartens zu Breslau gelangte und dort wahrscheinlich an den Folgen einer chronischen Nephritis am 6. Oktober 1904 starb. Den Kadaver erwarb Herr Professor KÜKENTHAL für das Zoologische Institut der Universität zu Breslau. — Ich berichtete über dieses Tier, das ich vom 18. März 1901 bis zu seinem Tode beobachten konnte, bereits in einer Sitzung der Zoologischen Abteilung während der Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte zu Breslau im Jahre 1904, doch konnten in dem Bericht über denselben¹⁾ zwei damals vorgelegte Tabellen wegen Raum-mangel nicht aufgenommen werden. Dieselben scheinen mir aber, da Beobachtungen am lebenden Gorilla über einen Zeitraum von 7 Jahren sonst nirgends vorliegen, wichtig genug, um veröffentlicht zu werden.

Unser „Pussi“ genanntes Weibchen gehört der Art an, die SLACK im Jahre 1862 unter dem Namen *Gorilla castaneiceps* von *Gorilla gorilla* abtrennte²⁾. Wenn SLACK aber einen „circular patch of reddish hairs upon the top of the head“ neben dichter und langer Behaarung des Körpers als Hauptunterschied von *Gorilla gorilla* angibt, so ist das nur für ganz ausgewachsene Tiere gültig, denn unser Weibchen, das bei seiner Ankunft in Breslau im Jahre 1897 etwa 4 Jahre alt war, zeigte damals noch keine Spur der ockerbraunen Kopfplatte. Dieselbe trat vielmehr erst im Laufe des Jahres 1901 ganz allmählich in die Erscheinung und

1) Verhandlungen der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Aerzte zu Breslau, 1904, p. 253—258.

2) Proc. Nat. Hist. Philadelphia, 1862, p. 159—160.

war erst 1903 vollständig ausgefärbt. Der Rücken unseres Tieres ist übrigens auch nicht hellgrau, wie MATSCHIE in seinen „Bemerkungen über die Gattung Gorilla ¹⁾“ angibt, sondern kaum merklich von der schwärzlichen Färbung der Gliedmaßen unterschieden. Oberhalb des Afters ist ein Büschel weißer Haare sichtbar.

Bei seiner Ankunft in Breslau wog das Tier $31\frac{1}{2}$ Pfund. Nach 4 Jahren hatte sich sein Gewicht verdoppelt. Da die Gewichtszunahme später nur eine geringfügige war, nehme ich an, daß das Tier mit 8 Jahren etwa ausgewachsen war. Eine Bestätigung dafür sehe ich in der Gewichtszunahme eines männlichen Schimpansen, der im August 1901 bei seiner Ankunft in Breslau 22 Pfd. wog, damals auch etwa 4jährig war, innerhalb 4 Jahren sein Gewicht ebenfalls verdoppelt hat und nun nur noch ganz geringe Gewichtszunahme zeigt.

Die allmähliche Zunahme des Gewichtes unseres Gorilla-weibchens ist aus Tabelle A ersichtlich. Eine Abnahme am Gewicht fiel regelmäßig mit Krankheiten des Tieres zusammen, in den beiden letzten Jahren seines Lebens ließ es sich leider nur noch selten wiegen, zuletzt etwa 2 Monate vor seinem Tode, wo das Gewicht 66 Pfd. betrug.

Tabelle A.
Gewicht des Gorillaweibchens.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
897									6. = $31\frac{1}{2}$ 21. = 32	4. = $33\frac{1}{2}$ 18. = $32\frac{1}{2}$	1. = $31\frac{1}{2}$ 16. = 31 30. = $30\frac{1}{2}$	14. = 30
898	18. = $31\frac{3}{4}$	14. = $31\frac{1}{4}$	14. = 34	12. = $35\frac{3}{5}$	14. = 36	37	38	$37\frac{1}{2}$	38	$39\frac{1}{2}$	39	41
899	43	44	45	45	47	49	49	51	52	54	55	56
900	56	57	55	59	59	59	61	$62\frac{1}{2}$	60	58	59	14. = 53 28. = 52
901	53	$52\frac{1}{2}$	$52\frac{1}{2}$	59	60	60	60	58	59	60	60	$61\frac{1}{2}$
902	61	61	$60\frac{1}{2}$	62	59	59	$59\frac{1}{2}$	59	61	65	66	65
903	62	60	60	63	—	—	—	65	—	—	—	—
904	—	—	—	—	—	—	—	66	—	—	—	—

1) Sitzungsberichte der Ges. Naturf. Freunde, Berlin, Jahrg. 1904, p. 50.

Am 20. Juli 1898 trat bei unserem Weibchen zum ersten Male ein merkwürdiger Erregungszustand auf, den man sich anfangs nicht zu deuten wußte. Derselbe wiederholte sich am 5. September desselben Jahres und trat vom 4. Januar 1899 ab ziemlich regelmäßig, d. h. etwa in Zwischenräumen von 4 Wochen auf, wie dies aus Tabelle B ersichtlich ist. Zuweilen hielt diese Erregung nur einen Tag an, zuweilen dauerte sie mehrere Tage.

Tabelle B.
Auftreten der Brunsterscheinungen.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
1897	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1898	—	—	—	—	—	—	20.	—	5.	—	—	—
1899	4.	—	21.	—	2.	8.	19.	—	—	7.	9.	10.
						—12.				—10.		—13.
1900	13.	15.	21.	15.	5.	8.	9.	—	27.	—	—	—
						—12.	—12.					
							29.	—3.				
								24.				
								—28.				
1901	—	—	—	10.	5.	15.	24.	17.	—	1.	—	2.
					—10.	—19.	—28.	—27.		28.		
1902	9.	1.—3.	2.	5.	5.	16.	17.	—	9.	7.	1.	—
	—12.											
1903	1.	8.	20.	—	9.	—	10.	5.	—	17.	—	13.
			—22.									
1904	9.	6.	30.	—	4.—5.	1.	—	27.	—	—	—	—
						28.		—28.				
						—29.						

Die dunkelbraunen Augen des Tieres, die gewöhnlich einen sehr ruhigen, sanften, etwas scheuen Ausdruck hatten, nahmen dann ein starres und wildes Aussehen an. Sobald sich nun während dieser Zeit der geschlechtlichen Erregung — denn so möchte ich diesen Zustand bezeichnen — eine dem Tiere bekannte männliche Person im Affenhouse zeigte, stellte es sich mit den Hinterfüßen recht breitbeinig hin, stützte sich vorn mit der linken Hand und schlug mit der flachen oder geschlossenen rechten Hand zwischen den Hinterbeinen hindurch in schnellem Tempo gegen den Geschlechtsteil, bis die betreffende Person sich entfernt hatte, oder dem Tiere mit der Peitsche drohte, was jedoch nur für kurze Zeit half. — Laute gab das Tier während dieses sehr auffälligen Benehmens niemals von sich, preßte vielmehr die Lippen während des Schlagens fest aufeinander und hielt den sonst stark herab-

hängend getragenen Kopf sehr hoch. In den Tagen der Brunst war in der Regel der Appetit ein schwacher. Blutungen aus der Scheide wurden nicht beobachtet; ob einige Blutflecken, die sich am 16. September 1903 in der Schlafdecke zeigten, von solchen Blutungen herrührten, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Im Frühjahr 1901, also im Alter von etwa 8 Jahren, wechselte das Tier die Eckzähne des Unterkiefers. Das Zahnfleisch zeigte starke Rötung, das Weibchen faßte oft mit der Hand in den Mund hinein, der Milchzahn wurde ganz allmählich gehoben, vom neuen Zahn nach außen gedrängt und eines Tages, als der Zahn schon sehr lose war, vom Wärter entfernt.

Bezüglich der übrigen an dem Tier gemachten Beobachtungen verweise ich auf meinen oben angeführten Vortrag, dem auch eine gute Abbildung des Weibchens in seiner Normalstellung beigegeben ist, während die Figuren 1—4 dasselbe in gelegentlich eingenommenen Stellungen zeigen.

Das Auge des Gorilla.

Von

Prof. Dr. **Heine,**

Dozent für Augenheilkunde in Breslau.

Hierzu Tafel XXXI.

Das Auge des Gorilla hat mit dem des Menschen eine ganz außerordentliche Aehnlichkeit. Kann ich dieses nach meinen eigenen Untersuchungen zunächst allerdings nur für den Augapfel selbst behaupten, so gehen wir doch — glaube ich — nicht fehl, wenn wir auch weitgehendste Uebereinstimmung in der Anlage des sensorischen und motorischen Doppelauges im Sinne HERINGS annehmen. Sicherlich haben wir es auch beim Gorilla mit einem hochentwickelten Grad des doppeläugigen Sehens zu tun, zu dem die entsprechenden Muskel- und Nervengruppierungen als unerläßlicher Bestandteil dazugehören.

Nach der Art des mir zur Verfügung stehenden Materials kann ich mich nur über das Bulbuspaar eines 7 Jahre alten Gorillaweibchens aussprechen, wobei besonders das vom Menschlichen Abweichende, weniger das Uebereinstimmende berücksichtigt werden soll.

Die Unterschiede des Gorillabulbus vom menschlichen lassen sich auf 2 Worte bringen: 1) größere Regelmäßigkeit der Form, 2) größerer Pigmentgehalt.

1) Was zunächst die größere Regelmäßigkeit der Form anbetrifft, so ist der Durchmesser des Bulbus in allen drei Dimensionen gleich groß, nämlich 22,5 mm, während beim menschlichen Bulbus gewöhnlich der sagittale am größten (24,5 mm), der vertikale am kleinsten (23,5 mm) ist und der transversale zwischen beiden steht (24 mm). Der Gedanke liegt sehr nahe, daß die Kugelform des Affenbulbus wohl als das Primäre anzusehen ist, wie auch der Bulbus des neugeborenen Menschen noch regel-

mäßigere Form zeigt, und daß die Aenderung der Form im Sinne einer Plattdrückung wohl der äußeren Augenmuskulatur zugeschrieben werden muß.

Der übersichtige — kurz gebaute — Bulbus des Menschen ist zu betrachten als ein in der Entwicklung mehr oder weniger zurückgebliebenes Organ: er ähnelt in der Form dem des Neugeborenen und des Affen. Der kurzsichtige — gedehnte — Bulbus dagegen ist sozusagen die Karikatur des „normalen“: seine Form ist lang und plattgedrückt.

Es wäre sehr interessant, den Ursachen für die physiologische Plattdrückung des menschlichen Bulbus nachzuspüren.

Daß die Hornhaut beim menschlichen Auge einen leichten Astigmatismus besitzt, wobei der vertikale Meridian die stärkere Wölbung zeigt, wird bekanntlich auf den physiologischen Druck der Lider zurückgeführt. Daß dieser vertikale Astigmatismus bei Kurzsichtigen, welche zu schwache Gläser tragen, stärker ist, wird durch das Blinzeln und Zukneifen der Lider im Interesse des stenopäischen Sehens erklärt. Auch in diesem Punkte wäre also der myopische Bulbus die Karikatur des „normalen“. Die Affen haben nun weit dünnere Lider als der Mensch, so daß das Fehlen des Hornhautastigmatismus bei ihnen sehr wohl auf Fehlen des Druckes von seiten der Lider zurückgeführt werden könnte. Es würde sich die Frage erheben, ob es sich mit der äußeren Bulbusmuskulatur etwa ebenso verhalten könnte. Entweder sind die Musculi recti und obliqui wesentlich schwächer — also nur quantitativ von den menschlichen verschieden — was schon allein eine geringere Druckwirkung bedeuten würde, oder aber die Insertion ist eine andere, so daß auch dadurch die Druckwirkung eine geringere würde. In erster Linie wäre hier auf den Rectus superior und inferior sowie auf die obliqui zu achten. Dazu ist jedoch die Verarbeitung ganzer Orbitalinhalte unerläßlich.

Die größere Regelmäßigkeit der Form erstreckt sich übrigens auch auf das innere Auge. Auch der — ophthalmoskopische — Macularreflex ist beim Affen kreisrund, ähnlich beim kindlichen Auge, quer-elliptisch dagegen beim Erwachsenen.

2) Was nun den größeren Pigmentgehalt des Gorilla-eyes anbetrifft, so ist der Unterschied gegenüber dem der weißen Rasse natürlich ein sehr großer. Aber auch im Vergleich mit dem der dunkelsten Neger ist das Auge des Gorilla noch auffallend stark pigmentiert. Die Sclera bleibt auch im Auge des Negers noch „das Weiße“, wenn sich auch im Lidspaltenbereich oft mehr

oder weniger intensive Pigmentflecke finden, wie sie bei der weißen Rasse wohl selten sind. Beim Gorilla ist der gesamte Lidspaltenbereich der Augapfelbindehaut dunkel pigmentiert und erst in den seitlichen Endstellungen des Bulbus kommt etwas weiße Sclera zum Vorschein. Dieses pechschwarze Pigment ist zum größten Teil in den untersten Schichten des Bindehautepithels um den Zellkern herum angehäuft und lichtet sich nach den oberen — abgeplatteten — Epithellagen zu, deren oberste leicht verhornt oder doch sklerosiert sind (Fig. 1).

Submucosa und Sclera selbst zeigen nur ganz vereinzelte Pigmentklumpen.

Vom Limbus corneae an läßt sich die Pigmentierung noch eine Strecke weit ins Cornealepithel hinein verfolgen.

Die Hornhaut selbst ist pigmentfrei.

Reichlichen Pigmentgehalt zeigt die Regenbogenhaut, deren Zellfortsätze grobfädiger sind als beim Menschen. Im durchfallenden Licht erscheinen sie dunkelbraun. Pechschwarz ist hier das Pigmentepithel; es zeigt leichtes „ectropium uveae“, d. h. es drängt sich durch die Pupille eine kurze Strecke weit auf die Irisvorderfläche vor.

Auch der Ciliarmuskel enthält zwischen den Muskelfasern reichlich Pigment, zumal in den dem Glaskörper anliegenden Partien.

Intensiv und klumpig pigmentiert ist ferner die gesamte Aderhaut, ganz besonders in ihren äußeren Bezirken.

Pechschwarz ist das Retinalepithel, dessen einzelne Pigmentpartikelchen deutlich Stäbchen- oder Wetzsteinform erkennen lassen, während die Pigmentpartikelchen der Uvea kugelige Form zeigen. Dabei sind die Pigmentteilchen der Regenbogenhaut wesentlich feiner als die der Aderhaut.

Die Sclera selbst enthält am Opticuseintritt nur einige wenige klumpige Pigmentzellen.

Nervus opticus und Retina sind pigmentfrei.

Der hohe Pigmentgehalt bedingt das eigenartige ophthalmoskopische Aussehen des Affenfundus. Die Retina sieht bekanntlich nicht rotbraun, wie beim Menschen, sondern stahlblau aus, was sich wohl durch eine Mischung der verschiedenen diffusen Retinalreflexe mit dem schwarzen Grunde erklärt. Von der Aderhaut ist — des starken Pigmentgehaltes im Retinalepithel wegen — überhaupt nichts zu sehen, also auch kein rotes Licht zu erhalten.

Sehr schön hebt sich im Augenspiegelbild der Opticus weißrötlich von dem dunkel-stahlblauen Fundus ab.

Ganz ähnlich sieht übrigens der Fundus oculi schon bei stark pigmentierten menschlichen Rassen aus, z. B. der japanischen. Den Uebergang dazu bilden unsere brünetten Südländer.

Irgend welchen besonderen Vorteil scheint ein hoher Pigmentgehalt des Auges nicht zu besitzen, speziell scheinen die Sehbedingungen im Dunkeln nicht wesentlich bessere zu sein als bei blonden Individuen, doch liegen über diesen Punkt vielleicht noch zu wenig ausgedehnte Untersuchungen vor.

Nach diesen allgemeineren vergleichenden Betrachtungen sind nur noch wenige Bemerkungen über einige Einzelheiten des Affen Auges, speziell des Gorillaauges, anzufügen.

Der Bau der Hornhaut und Lederhaut ist dem des menschlichen Auges ganz analog. Auch die Form und Tiefe der Vorderkammer, sowie die Gestalt der Linse, Form und Anordnung des Accommodationsapparates (Ciliarmuskel, Zonula Zinnii und Linse), sowie der Irisblende gleicht denen des menschlichen Auges so sehr, daß ohne Berücksichtigung der Pigmentierung die Unterscheidung schwer wäre. Es erscheint deshalb auch durchaus gerechtfertigt, die Resultate der experimentellen Untersuchungen über den Mechanismus der Accommodation, die an Affen Augen angestellt wurden, auf die menschlichen Verhältnisse zu übertragen.

Demnach ist bei der Einstellung des Auges für die Nähe eine durch Kontraktion des Ciliarmuskels bedingte Erschlaffung des Aufhängebandes der Linse anzunehmen. Nach Aufhören des abplattenden Zuges von seiten der Zonula Zinnii nimmt die Linse in ihrer elastischen Kapsel eine stärker gewölbte Form an, wobei die Vorderkammer sich etwas abflacht. Die Accommodationsbreite scheint nach den wenigen bisher vorliegenden Beobachtungen der des jugendlichen menschlichen Auges gleichzukommen, d. h. mindestens 10—12 D. zu betragen.

Ob es auch bei Affen eine Presbyopie gibt, wie sie beim Menschen in der Mitte der 40er Jahre eintritt, ist nicht bekannt.

Durch Atropin ist die Accommodation zu lähmen und die Pupille zu erweitern, durch Eserin ist Krampf der Accommodation und Pupillenverengerung hervorzurufen. Diese Zustände lassen sich durch schnelle mikroskopische Fixierung der genauen anatomischen Untersuchung zugänglich machen. Es ergeben sich Bilder, die sehr wohl mit der HELMHOLTZschen Accommodations-theorie — aber auch nur mit dieser übereinstimmen.

Auch die Irismuskulatur zeigt markante Unterschiede bei enger und weiter Pupille, wie sie von HOTTA (Arch. f. Ophth., Bd. LXII) näher studiert wurden. Demnach ist das Pigmentepithel der Iris fast durchweg nur einschichtig, die noch vor diesem liegende Kernschicht gehört zu der noch etwas weiter nach vorn gelegenen kontraktile (BRUCHschen) Membran, die also als muskulärer Dilator anzusprechen ist. Bei enger Pupille sind die genannten Kerne stäbchenförmig (Fig. 2) und liegen dem Musculus dilatator auf der Rückseite direkt auf, bei weiter Pupille sind sie oval, fast rund, rücken gern etwas von der zu ihnen gehörigen kontraktile Zellplatte ab, erscheinen aber mit dieser durch eine schwer färbbare Brücke verbunden. Die Dicke der „BRUCHschen Membran“ ist demnach je nach dem Kontraktionszustand eine sehr verschiedene.

Noch ein Punkt darf hier vielleicht erwähnt werden, das ist das Verhalten des FONTANAschen Balkenraumes im Kammerwinkel.

Das Kammerwasser wird bekanntlich — zum größten Teil wenigstens — von den Processus ciliares in die hintere Kammer hinein abgesondert, tritt durch die Pupille in die vordere Kammer und verläßt das Auge im Kammerwinkel durch den Balkenraum und den SCHLEMMschen Kanal.

Dieser Balkenraum ist nun — wie die Abbildung (Fig. 3) zeigt — beim Gorilla außerordentlich viel weitläufiger angelegt als beim Menschen. Erstens läuft die Kammerbucht nicht so spitz zu, sondern endet breiter, und zweitens reicht das Balkensystem tiefer in das Corpus ciliare hinein: der Ciliarmuskel beginnt erst weiter hinten.

Verlegt sich beim Menschen aus irgend welchen Gründen der Kammerwinkel, so daß der FONTANAsche Balkenraum durch Anpressung der Iriswurzel an die Hornhauthinterfläche zusammengeedrückt wird, so ist intraoculare Drucksteigerung — Glaukom — die Folge. Die secernierte Augenflüssigkeit kann das Auge nicht verlassen, sie staut sich.

Bei der Häufigkeit dieser Erkrankung beim Menschen ergibt sich ohne weiteres daraus die große Bedeutung eines gut entwickelten Balkenraumes. Bei Affen ist meines Wissens Glaukom noch nicht beobachtet. Ueberhaupt muß man sich wundern, daß ein so hochentwickeltes Organ, wie es das Affenauge ist, so wenig krankhafte Störungen zeigt. Vielleicht ist dies als ein Fingerzeig in dem Sinne aufzufassen, daß die außerordentlich starke Inanspruchnahme des Auges von seiten des kultivierten

Menschen Schädigungen mit sich bringt, denen das best-angelegte Organ nicht immer gewachsen ist. Aufgabe der modernen Hygiene ist es, durch Verbesserung der äußeren Bedingungen die schädlichen Folgen der erhöhten Arbeitsleistungen möglichst zu vermeiden.

Gorilla¹⁾.

1) rechtes Auge, 2) linkes Auge.

Äußere Maße in mm:		1) Dicke am Opticus	0,08
Sagittaler Durchmesser	22,5 (24,5)	2) " " "	0,08 (0,1)
Vertikaler "	22,5 (23,5)	Ciliarkörperbreite:	
Transversal. "	22,5 (24,0)		0,7 (1,0)
Hornhaut:		Abstand der Iriswurzel	
1) Durchmesser	12 : 12	von der Ora serr.:	
2) " "	12 : 12 (11 : 12)	nasal 4,1, temporal 4,7 (5,0)	
1) Radius	8,0	Sphincter pupillae:	
2) " "	7,8 (7,8)	Breite Dicke (in der Mitte)	
1) Dicke am Scheitel	0,3	1,0	0,33
2) " " "	0,3 (0,8)	0,9	0,4—0,8
1) Dicke an der Peripherie	0,4	Netzhaut:	
2) desgl.	0,4 (1,1)	1) Dicke an der	
Lederhaut:		Ora serrata	0,08
1) Dicke an dem Corneoscleralfalz	0,4	2) desgl.	0,08 (0,1—0,2)
2) desgl.	0,5 (0,6)	1) Dicke am Aequator	0,17
1) Dicke an der Ora serrata	0,5	2) desgl.	0,17 (0,2—0,3)
2) desgl.	0,5 (0,3)	1) Dicke am Opticus	0,25
1) Dicke am Aequator	0,4	2) desgl.	0,27 (0,4)
2) " " "	0,4 (0,45)	Abstand der Fovea von	
1) Dicke am hinteren Pol	1,0	der Papillenmitte:	
2) desgl.	0,9 (1,1)	3,6 (4,0)	
Aderhaut:		Durchmesser der Papille:	
1) Dicke an der Ora serrata	0,06	1,2—1,3 (1,5)	
2) desgl.	0,06 (0,06)	Dicke der Duralscheide:	
1) Dicke am Aequator	0,08	0,24 (0,4)	
2) " " "	0,1	Eintritt der Zentralgefäße	
1) Dicke an der Fovea centralis	0,2	von der Lam. cribrosa:	
2) desgl.	0,2	3,96 (11).	

1) Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf den Menschen.

Ueber die Zungenpapillen des Breslauer Gorillaweibchens.

Von

Hermann Stahr.

Mit 16 Figuren im Text.

Die Zunge des 11-jährigen Breslauer Gorillaweibchens, an der ich die Papillen im folgenden untersuchen will, wurde mir in Spiritus übersandt. Wie ich höre, hat die Konservierung mit dem Kadaver des Tieres zusammen in 85-proz. Alkohol stattgefunden. Für die Maße muß berücksichtigt werden, daß die Muskulatur des gehärteten Objektes sich in kontrahiertem Zustande befindet, so daß die Mitte des Zungenrückens stark vorgebuckelt ist.

Die Epiglottis war von anderer Seite aus entfernt worden, es kommt deshalb als Längenmaß die Ausdehnung von der Spitze bis zum hinteren Rande der Zentralpapille in Betracht. Hier messe ich jetzt 74 mm. Die freie Spitze, vom Frenulum bis Zungenspitze, mißt 22 mm. Größte Breite, hinten 36, weiter vorn ebenfalls 36.

EHLERS untersuchte desgleichen ein erwachsenes Gorillaweibchen¹⁾ und fand folgende Maße (seiner Beschreibung nach war die Zunge wohl auch kontrahiert): Epiglottis bis Zungenspitze 145 mm; von der hinteren Grenze der Papillen tragenden Region bis Spitze 100 mm. Breite der Zunge: vorn 40 mm („das abgerundete und platte freie Vorderende war 4 cm breit“), hinten 25 mm bei kontrahiertem *M. transversus* („der hintere hohe und dicke Teil war nur 2,5 cm breit“).

1) Von diesem sind jedenfalls die folgenden Maße abgenommen. Das andere Exemplar, welches er untersuchte, war ein ganz junges Männchen. EHLERS, Beiträge zur Kenntnis des Gorilla und Schimpanse. Abh. d. K. Ges. d. Wiss. Göttingen, 1881. (Mit 4 Tafeln.) — Das junge Gorillaweibchen, welches v. BISCHOFF untersuchte, besaß noch das Milchgebiß.

Sehr auffallend sieht der Zungengrund aus: hier stehen in einem dichten Beete lange walzen-kegelförmige Papillen, unter denen auch fingerig-geteilte und kolbig-geknöpfte Formen vorkommen. An den seitlichen Rachenwandungen werden sie allmählich spärlicher, aber dicker, ihrem wie „Polypen“ pendelnden Körper sitzen noch filamentartige Anhänge auf. Sie reichen, immer spärlicher werdend, bis zu den Gaumentonsillen. Diese sind gut entwickelt und besitzen viele tiefe Krypten, deren man etwa 5 parallele Züge erkennen kann. Die zottige Mucosa des Zungengrundes kann ich am ehesten mit dem Zustande vergleichen, den ich an der Schleimhaut des Pansen eines Schafmagens gesehen habe, wenigstens in dem ersterwähnten, der Zunge angehörigen Abschnitte.

Ist diese Beschaffenheit des Zungengrundes nun eine Bildung, die dem Gorilla allein zukommt? Ist es ein physiologischer oder pathologischer Zustand? Weitere Fragen, wie die nach seiner funktionellen Bedeutung, wollen wir hier erst gar nicht stellen.

Wie ich selbst nur beim Gorilla diesen excessiven Entwicklungsgrad der Zungenbasiszotten gefunden habe, so berichtet bereits v. BISCHOFF¹⁾ davon und fügt hinzu, daß er beim Schimpansen zwar auch Zotten an dieser Stelle der Zunge finde, aber doch viel weniger, und beim Orang keine Spur davon. Auch DUVERNOY²⁾ hat vor ihm gerade beim Gorilla solche Zotten gesehen. v. BISCHOFF hat sie auch abgebildet, allerdings sehr unvollkommen.

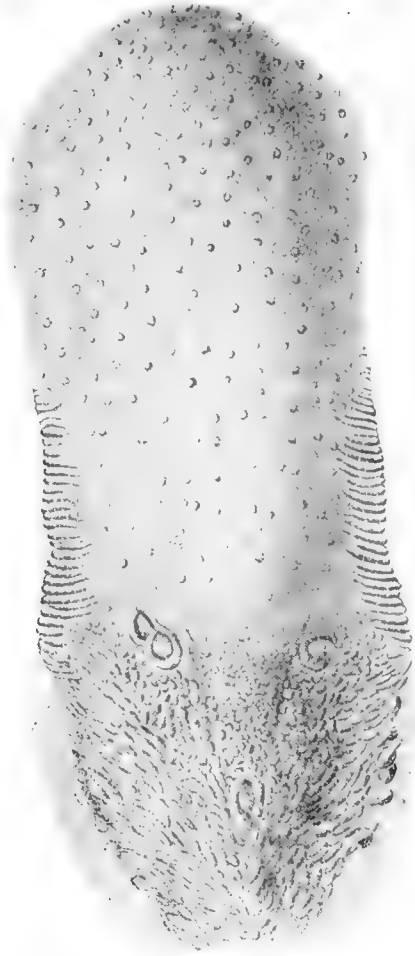


Fig. 1.

1) v. BISCHOFF, Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abh. d. math.-phys. Klasse der K. bayr. Akad. d. Wiss., Bd. XIII, 3. Abt., München 1880.

2) DUVERNOY, Des caractères anatomiques des grands singes pseudo-anthropomorphes. Arch. d. Mus. d'hist. naturelle, T. VIII, Paris 1855/56.

Finden wir also einerseits diese Bildung immer gerade bei *Gorilla gina*, wo sie, gegenüber den anderen *Anthropomorphae*, DUVERNOY, v. BISCHOFF und mir vor allem anderen sofort in die Augen gefallen ist, so muß ich andererseits doch hinzufügen, daß beim Menschen im Jugendzustande ähnliches vorkommt. Ich habe diese Dinge ausführlich in meiner Untersuchung „Ueber die Pap. fungiformes der Kinderzunge etc.“¹⁾ beschrieben und darf hier wohl darauf verweisen. Es ist also diese Bildung keine dem *Gorilla* eigentümliche, obwohl sie sich in diesem Umfange nur bei ihm findet. Als pathologisch darf sie sicherlich nicht aufgefaßt werden, schon deshalb nicht, weil diese Anhänge von mir bei menschlichen Föten gesehen wurden.

Pigmentflecke, wie ich sie bei *Sat. orang* vor kurzem beschrieben habe²⁾, und wie ich sie sonst nirgends von den Autoren erwähnt finde, kommen bei *Gorilla* nicht vor.

Mustern wir nun die Schmeckpapillen, die auf der ganzen Zunge recht gleichmäßig verteilten *P. fungiformes*, das in seinen länglichen, quergestellten, parallelen Wülsten sehr deutliche Randorgan und die *Vallatae*, welche ein annähernd gleichseitiges Dreieck bilden.

Vor den umwallten Papillen beginnen die *Papillae fungiformes*, unter denen Exemplare größeren und geringeren Kalibers an jedem Abschnitte der Zunge vorhanden sind. Sie sind sehr gleichmäßig zwischen den filiformen verteilt und stehen nirgends dichter; auch die Zungenmitte birgt keineswegs etwa die größten Exemplare. Keine Stelle des Gebietes dieser Papillen schließlich ist etwa besonders gering besetzt. Eine histologische Untersuchung wurde nicht vorgenommen. Die ungemein gleichmäßige Verteilung dieser Papillenart bei *Gorilla* beschreibt schon EHLERS.

P. vallatae. Die vom erwachsenen Menschen her als wichtigstes Geschmacksorgan bekannten *Papillae vallatae* sind relativ spärlich vertreten. Das scheint auch, nach den wenigen Aufzeichnungen anderer zu urteilen, durchaus das Typische zu sein. Zwar hat v. BISCHOFF die Angabe, daß 7—8 Papillen vorhanden seien, auch DUVERNOY zählt 6 und 8, EHLERS (1881)

1) Zeitschr. f. Morph. u. Anthropologie, Bd. IV, 1901, H. 2, p. 216, 232 u. a. Vor allem: p. 224, Zunge eines 5 Monate alten Knaben.

2) Diese Arbeit wird in der Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie (SCHWALBE) in Stuttgart erscheinen.

jedoch 5, wobei zu berücksichtigen ist, daß die Angaben von EHLERS mir sehr zuverlässig zu sein scheinen und auch in anderer Beziehung als der Zählung der Vallatae, mit den Beobachtungen, die ich selbst machte, fast ganz genau übereinstimmen.

Auch habe ich darauf in mehreren früheren Arbeiten hingewiesen, daß wir uns unmöglich mit absoluten Zahlen begnügen können. Sieht man genauer zu, so liegen hier niemals 6—8 große Papillae vallatae vor. Betreffs der 7—8 Vallatae von v. BISCHOFF hat schon EHLERS gesagt, daß er in dem Bilde nur 4 oder 5 sehen könne¹⁾, und ebenfalls beschreibt DUVERNOY an seinem älteren Gorilla zwar 8 Papillen, von denen aber nur 2 als größer, dagegen 6 als kleiner und unregelmäßig stehend bezeichnet werden.

An meinem Exemplar zähle ich 4,1 Papillae vallatae, wobei die Zahl hinter dem Komma eine Papille von viel kleinerem Umfange bedeutet²⁾. Rechts vorn steht nur eine Papille, deren Wall nicht geschlossen, sondern nach rechts hin offen ist. Die als 2 Papillen gezählte Zwillingspapille vorn links ist zum Teil von einem gemeinsamen Wulst umfaßt. Nun tritt aber auf der linken Seite eine kleine Papille mit Wall auf, der auf der rechten Seite keine derartige Bildung entspricht. Aber gerade diese kleine Papille, die offenbar eine Vallata darstellt, wird uns noch später zu beschäftigen haben, wenn wir die Zungenpapillen des Gorilla mit denen des Orang und Schimpansen und mit denen des Menschen vergleichen (vgl. Fig. 1, p. 619).

Viel charakteristischer als die Zahl ist aber die Stellung der Vallatae. Es stehen nur an den Spitzen der Schenkel des Winkels Papillen, und zwar diese dicht aneinander, also in der Anordnung, daß zwischen ihnen und der Zentralpapille jederseits eine weite Lücke besteht. EHLERS gibt für diesen Abstand 24 mm an. Ich messe³⁾ 11—15 mm. Diese Anordnung kommt, wenigstens nach den bisherigen Beobachtungen, die allerdings spärlich genug sind, weder bei Orang, noch bei Troglodytes niger vor.

1) EHLERS' Kritik siehe l. c. p. 38.

2) Vgl. STAHR, 1903: Ueber die Ausdehnung der Papilla foliata etc. ROUX, Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. XVI, H. 2.

3) Bei dieser Messung muß genauer angegeben werden, daß beiderseits der Abstand 15 mm für die Zentren der Papillen gilt, 11 mm für den Abstand der gegeneinander gewandten äußeren Ränder des Walles. Anschaulicher wird das Augenmaß des Beschauers den Abstand in Papillentreiten messen: auf jeder Seite könnte die Lücke 3 Papillentreiten fassen inkl. Wall.

Eine histologische Untersuchung der umwallten Papillen unterblieb.

Die *Papilla foliata* bildet ein umfangreicher Komplex annähernd paralleler Falten, dessen vorderes und hinteres Ende aber schwer zu bezeichnen ist. Daraus ergibt sich die Schwierigkeit, hier zu messen: Länge etwa 26 mm, Breite 7 mm. Furchenzahl: 14–23 jederseits. Man kann, wenn man durchaus eine Zahl fixieren will, 18 tiefere, längere und regelmäßigere Einschnitte zählen, doch ist, wie gesagt, auch hinten der Beginn des Organs recht unbestimmt und in der Abbildung noch etwas zu schematisch und deutlich wiedergegeben worden. Besonders am vorderen Ende haben wir eine häufige Komplikation der Leisten mit fungiformisartigen Papillen.

Einzig bei EHLERS finde ich Angaben über die *Gorilla-Foliata*. Dieser Forscher zählt „jederseits auf einer 2 cm langen Fläche 15 tiefe, die blättrigen Falten voneinander trennende Furchen“.

Zur histologischen Untersuchung exstirpierte ich 3 Stücke, die mit No. 1, 2a und 2b bezeichnet wurden. No. 1 stammt vom lateralen, abhängigen Rande der rechten *Foliata* und faßt nur vordere Furchen. No. 2a ist aus der hinteren Hälfte derselben *Foliata* entnommen und faßt große und tiefe Furchen. No. 2b ist ein Stück von der linken *Foliata*, hintere Furchen, laterale Partie, kurze tiefe Einschnitte. Das schlecht fixierte Material gab immerhin, mit alkoholischem Boraxkarmin gefärbt, noch leidliche Resultate. Eingebettet wurde in Photoxylin.

Ob es sich um knospentragendes Epithel an den Seiten der Gräben handelt, das erkennt man schon bei schwacher Vergrößerung daran, daß das knospenhaltige Zelllager niedriger ist und in seinen tiefsten Lagen stärker gefärbte Flecke (keilförmige Massen junger Epithelzellen zwischen der Basis von 2 Knospen) hervorstechen. Leider ist das Epithel nicht überall intakt, doch kann festgestellt werden, daß sich Knospen in allen 3 Stücken vorfinden, aber keineswegs durchgehend in allen Gräben.

Stück 1: Manche tiefe Furche enthält nichts als hohes, gewöhnliches Pflasterepithel, keine Knospen. Natürlich befinden wir uns stets über Stellen mit Eiweißdrüsen. Stellenweise liegen unter dem Epithel kleine Infiltrationen, aber nirgends sind lymphadenoide Massen vorhanden, oder gar in follikelähnlicher Ausdehnung wie beim Orang¹⁾. Die Knospen messen $13 \times 6 \mu$ an Länge, $7 \times 6 \mu$ an Breite. Sie stehen, selbst da, wo sie über-

1) cf. meine Untersuchungen l. c.

haupt vorkommen, nicht so dicht wie in Stück 2b und höchstens 3 und 4 nebeneinander. In einigen Gräben ist es nur die eine Seite, welche knospenhaltiges Epithel besitzt.

Stück 2a. Der Knospenreichtum ist hier auch nicht größer. Nur in einer von den 10 getöffenen Furchen sind beide Seiten mit niedrigem Epithel versehen und bergen Knospen.

Stück 2b. Hier bekommen wir ein ganz anderes Bild, insofern als 12—20 Knospen nebeneinander in den einzelnen Schnitten gezählt werden. Das Epithel ist $5 \times 15 \mu$ hoch und dem entspricht auch die Länge der Knospen.

Die Tiefe der Furchen beträgt etwa 1200 μ . Flachere Einsenkungen haben dagegen hohes gewöhnliches Pflasterepithel.

Demnach gilt für diese Gorilla-Foliata ziemlich dasselbe, was vom Menschen v. EBNER¹⁾ festgestellt hat: von dem ganzen Faltenkomplex sind es nur die hintersten lateralen und tiefen Furchen, in denen Knospen reichlicher vorkommen; allerdings doch ein gewisser Gegensatz gegen den am Menschen erhobenen Befund, insofern als beim Menschen überhaupt nur in wenigen hinteren Furchen Knospen vorhanden sein sollen. Die Tiefe dieser Furchen beträgt beim Gorilla etwa 1,2 mm. Die Knospen sind etwa 80 μ lang und 40 μ breit, liegen in diesen tiefsten Furchen bis zu 20 nebeneinander und zwar hier auf beiden Seiten des Grabens das Epithel durchsetzend, während sie weiter vorn in der Mitte des Faltenkomplexes und am vorderen Ende nur hin und wieder gefunden werden.

Um nun die Gorillazunge mit denen des Orang und Schimpansen zu vergleichen, und dann die Frage zu beantworten, ob die 3 großen Anthropoiden in Bezug auf ihre Schmeckpapillen sich spezifisch voneinander unterscheiden und andere Fragen, die sich dann anreihen werden, wollen wir zuerst hier vergleichend die Zunge von Troglodytes niger betrachten. Betreffs Simia satyrus (Satyrus orang) kann ich auf meine kürzlich abgeschlossene Darstellung verweisen.

Es wird sich zeigen, daß einzig und allein die Pap. vallatae es sind, die durchgehends bei jeder Art festere und charakteristische Eigentümlichkeiten aufweisen. Man kann es geradezu aussprechen: nach Zahl, Größe und Stellung der Pap. vallatae lassen sich die 3 genannten Anthropoiden „bestimmen“.

1) Die acinösen Drüsen der Zunge und ihre Beziehungen zu den Geschmacksorganen, Graz 1873.

Mir war es selbst möglich, zwei Schimpansenzungen, die im Kgl. anatomisch-biologischen Institute zu Berlin in Spiritus aufgehoben werden, zu untersuchen, und ich will die Daten hier in Kürze wiedergeben.

I. „Schimpanse“ (so bezeichnet).

P. fungiformis. Viele Papillen mit großen runden Köpfen, in auffallend regelmäßigen Abständen. Vor einer Delle, genau in der Medianlinie, anschließend an die V-Figur der Vallata, stehen die größten Fungiformes (?) der ganzen Zunge.

P. foliata. Beiderseits etwa 12 Einschnitte, doch ist die Zahl mit Bestimmtheit, zumal ohne histologische Untersuchung, nicht anzugeben, da die Papille nach vorn nicht abgegrenzt ist.

P. vallatae. Diese bilden die T- oder besser Y-Form, wenn auch der Winkel des Y ein sehr offener ist. In der Mittellinie, sich in den Bereich der Tonsilla lingualis einschiebend, liegen 3 Papillen (*P. vallatae medianae posteriores*), von denen zwei wohl zu einer (Zwillingsform) zusammengehören. Der rechte Schenkel ist mit 2, der linke mit 3 besetzt. Beiderseits sind die flankierenden viel größer als die anderen.

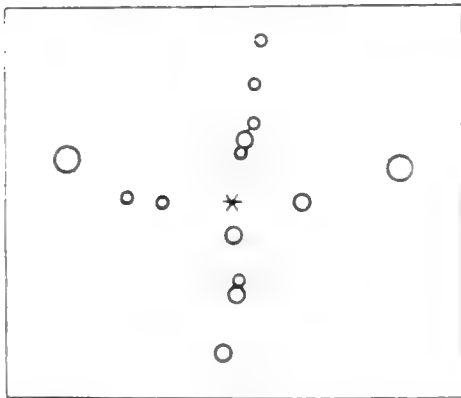


Fig. 2.

Fig. 2. *Troglodytes niger* I (STAHR).

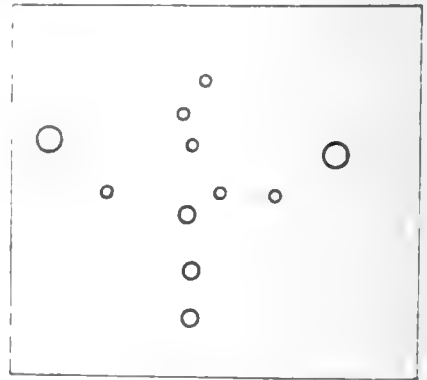


Fig. 3.

Fig. 3. *Troglodytes niger* II (STAHR).

II. „Simia troglodytes“ (so bezeichnet).

P. fungiformes. Die 6 größten Exemplare stehen vor den Vallatae. Es bleibt wie bei I. zweifelhaft, ob man es bei den in der Medianlinie gelegenen mit Vallatae zu tun hat (*Vall. medianae anteriores*).

P. foliata. Rechts 10, links 12 Einschnitte, etwas unregelmäßig, zwar parallel, aber manche seitlich verschoben. Die Leisten

sind zerteilt, ungleich lang, ohne bestimmte Reihenfolge wechseln bald größere und bald kleinere.

P. vallatae. Sie bilden ein Y. Von der Mittellinie aus gerechnet beiderseits 2; die größten flankieren wieder. Die Zahl und Größe stimmt fast genau mit den unter I. beschriebenen.

In der Literatur finde ich nur Angaben über die *Foliata* und *Vallata* des Schimpanse. Für die *Foliata* sind diese spärlich genug: MÜNCH (1896) konstatiert das Vorhandensein eines Randorgans, BOULART und PILLIET (1885) zählen 12 Falten. Recht genau stimmen diese Angaben mit meinen Befunden überein.

Ergiebiger sind die Daten für die *Vallatae*. Die Anzahl wird folgendermaßen notiert: F. J. C. MAYER 4, FLOWER (1872) 7 als gewöhnlich, MÜNCH (1896) 9 oder 6. Danach schwanken die Zahlen ja anscheinend bedeutend, aber wenn Abbildungen fehlen, sind diese Zahlen nicht ohne weiteres verwertbar. Ich habe zum öfteren darauf hingewiesen, wie schwer dieses „Zählen“ ist und wie nichtssagend Zahlenangaben ohne weitere Zusätze sind. Ganz übereinstimmend aber wird die Stellung von den Autoren im großen ganzen geschildert: stets handelt es sich beim Schimpansen um eine Vermehrung der *Vallatae* in der Medianlinie. Hierüber finden wir folgendes: F. J. C. MAYER: die *Vallatae* stehen in Kreuzform. HUMPHRY¹⁾ (1866) gleichfalls: kein V²⁾. HUNTER vergleicht ihre Stellung mit einem L, GRATIOLET mit einem Y. FLOWER (1872) fand beide von den anderen Autoren beschriebenen Stellungsformen. BOULART und PILLIET (1884) geben an, daß vom Foramen coecum eine Medianreihe von 4 Papillen ausgehe. MÜNCH (1896) spricht von der Y-Form.

Zuerst aber hat TRAILL³⁾ (1821) die T-förmige Stellung der *Vallatae* des Schimpanse bemerkt. EHLERS kann die Angabe TRAILLS nicht bestätigen, findet vielmehr am frischen Kadaver das V. Nach der Erhärtung in Alkohol hat er jedoch eine Verschiebung in der *Vallatae*-Stellung an ebendenselben Objekten festgestellt, so daß die T-Stellung TRAILLS zu stande kam. EHLERS nimmt überhaupt an, daß dergleichen Abweichungen in

1) HUMPHRY, Journal of Anat. a. Physiol., 1866, I.

2) Außer HUMPHRY sollen auch DUVERNOY und HUXLEY (v. BISCHOFFS Angabe) die T- oder Y-Form der Schimpanse-*Vallatae* festgestellt haben.

3) TH. STEW. TRAILL, Observations on the Anatomy of the Orang-Outang. Memoirs of the Wernerian Natural History Society, Vol. III, Edinburgh 1821.

der Vallatae-Stellung von ungleichen Erhärtungs- und Kontraktionszuständen herrührten.

Mir ist diese Auffassung von EHLERS etwas unverständlich geblieben und ich kann sie ganz und gar nicht in Betracht ziehen für die Resultate in der Vergleichung der Anthropoiden-Zungen. Mir sind die Formveränderungen von Zungen bei der Konservierung natürlich auch nicht entgangen; auch die Kontraktion der Muskulatur kommt hier bedeutend mit in Betracht. Unklar bleibt mir aber, wie aus der V-Stellung der Vallatae ein Y werden kann oder ein \perp . Hervorzuheben wäre endlich in diesem Zusammenhange, daß zur Verdeutlichung der Papillen, besonders aber der feinen Foliata-Grübchen, der Zusatz von Chromsalzen bedeutend hilft, während der natürliche Zustand am besten in Formalinwasser erhalten bleibt.

Es erhebt sich nun die Frage: sind für die einzelnen 3 Anthropoiden-Zungen spezifische Unterschiede gefunden? Wir können diese Frage mit Bezug auf die Vallatae im positiven Sinne beantworten, immer mit dem Vorbehalt, daß uns erst ein kleines Material vorliegt, aber doch mit dem Hinweis, daß das hier vorliegende Material keine Ausnahmen kennt. So ergeben sich typische Unterschiede, wenn man nicht die Zahl, sondern die gegenseitige Stellung und relative Größe der Vallatae beachtet.

Gorilla zeichnet sich dadurch von den beiden anderen aus, daß die vorderen Papillen weit abstehen von der Zentralpapille¹⁾. Ich gebe hierfür kein „Schema“, sondern die einzelnen Fälle:

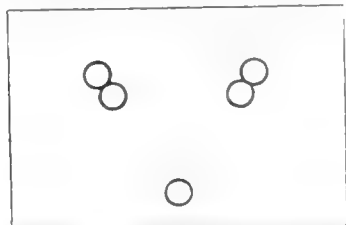


Fig. 4.

Fig. 4. *Gorilla gorilla* (nach EHLERS' Text).

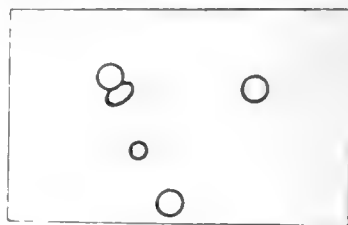


Fig. 5.

Fig. 5. *Gorilla gorilla* (Breslau, STAHR).

In dem Falle des Breslauer Gorillaweibchens ist eine geringe Asymmetrie vorhanden, welche nicht nur die endständigen Papillen

1) EHLERS war es, der 1881 als eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit, gleicherweise bei einem alten und einem jungen Gorilla, diese Diskontinuität der Papillenreihe fand. Diese Anordnung unterscheidet Gorilla von Schimpanse, Orang und Mensch. Dazu komme die geringe Anzahl der P. vallatae. Vgl. übrigens oben p. 621.

betrifft. Die nur auf der linken Seite auftretende, in der weiten Lücke interponierte noch kleinere Vallata erinnert an den typischen Zustand bei Orang. Damit ist zum Orang ein Uebergang gegeben.

Für Orang ist es charakteristisch, daß zwischen den 3 großen Vallatae kleinere Exemplare auf den beiden Schenkeln des Winkels interponiert sind. Vorbehaltlich einer späteren Korrektur scheint mir dies jetzt angenommen werden zu müssen.

Ebenso ist die Vallatae-Stellung ganz typisch beim Schimpansen. Seine Zunge ist dadurch ausgezeichnet, daß eine größere Zahl von Vallatae in gerader Linie hinter (vielleicht auch vor) der Zentralpapille liegt (Beispiele oben p. 624). Dies hatte bereits GIACOMINI richtig erkannt.

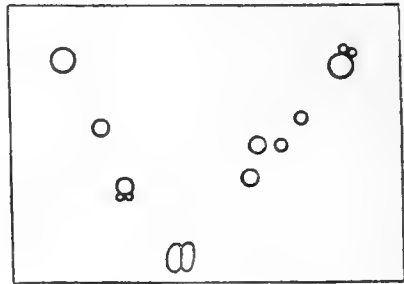


Fig. 6. *Satyrus orang* (Berlin, STAHR).

So konnten wir Unterschiede unter den 3 Anthropoiden betonen; aber auch alle 3 gemeinsam differieren vom Menschen, und zwar ist es hier weniger die Stellung, als die Größe der einzelnen Papillen, auf die ich wohl zuerst hingewiesen habe¹⁾, worin sich die Anthropoiden-Zunge von der des Menschen unterscheidet. Die „flankierenden“ Papillen nämlich, die am meisten nach vorn stehen, überwiegen an Größe gegenüber den zentralen und weiter hinten gelegenen, abgesehen von der Zentralpapille selbst. Das ist bei allen 4 Anthropoiden-Zungen, die ich überhaupt selbst untersucht habe, der Fall.

Abgesehen von dieser überwiegenden Größe der vordersten Papillen schließt sich aber der Mensch durchaus an *Troglodytes niger* an. OPPEL²⁾ spricht beim Menschen von einer Annäherung an die Y-Form. Aber nach MÜNCH ist sogar die typische Form beim Menschen die Y-Form, da sich in $\frac{2}{3}$ der Fälle eine oder mehrere Medianae posteriores finden. Auch GIACOMINI³⁾ hebt die Ähnlichkeit des für den Schimpansen normalen Befundes der „disposition en T“ mit der Anordnung an der Negerzunge hervor, wobei er die Frage offen läßt, ob die T-Anordnung (besser Y!) auch beim Europäer vorkomme.

1) STAHR, Vergleichende Untersuchungen über die Schmeckpapillen der Orang-Zunge. SCHWALBES Z. f. Morph. u. Anthrop., 1906.

2) Lehrbuch d. vergl. Histologie etc., p. 399.

3) 1884. Annotation sur l'anatomie du nègre. Arch. ital. de Biolog., T. VI, p. 264 f. Vergl. auch meine Orang-Arbeit.

Es sei hier sodann gestattet, einige Beobachtungen an Zungen von tiefer stehenden Catarrhinen anzuschließen. Ich habe selbst einige wenige Exemplare untersucht, die ich hier vergleichshalber kurz beschreiben will.

Cynocephalus rufescens. Die Zunge dieses Pavians hat besonders schöne, große Fungiformes in reichlicher Anzahl. An der Zungenspitze ¹⁾ stehen diese sehr dicht. Auf dem Zungenrücken und zwischen den Vallatae stehen die größten Exemplare dieser Art.

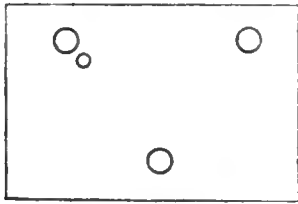


Fig. 7.

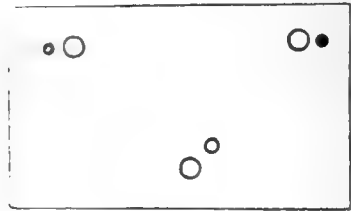


Fig. 8.

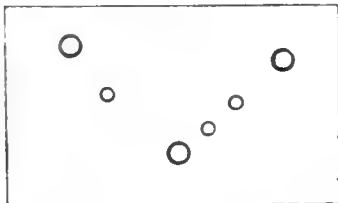


Fig. 9.

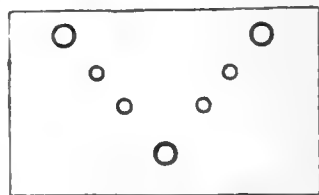


Fig. 10.

- Fig. 7. *Cynocephalus rufescens* (STAHR).
 Fig. 8. *Cynocephalus babuinus* (MÜNCH).
 Fig. 9. *Cynocephalus sphinx* (BRÜCHER).
 Fig. 10. *Cynocephalus porcarius* (MÜNCH).

Die Foliata hat 10 Einschnitte, die nach vorn allmählich kürzer werden.

Die Vallatae stehen wie bei Gorilla. An Zahl sind es scheinbar 4, aber diese sind wohl nur als 3 zu rechnen. Die beiden vorderen sind etwas größer als die Zentralpapille, neben der linken vorderen noch eine kleinere, der rechterseits keine entspricht; aber diese kleinere hat einen guten Wall.

Neben meine Vallatae-Skizze setze ich hier die von BRÜCHER (1884) und MÜNCH (1896) ²⁾. Man sieht daraus, daß auf den Schenkeln des Winkels gern kleinere Papillen interponiert werden und daß damit diese Zungen ebenso gut an die Gorillazunge wie an den Orang erinnern; wobei *C. porcarius* den regelmäßigsten und

1) Jugendform? Vergl. meine Beschreibung der Säuglingszunge, l. c. 1901. Das Lebensalter des Tieres ist leider nicht bekannt.

2) SCHWALBES Morph. Arbeiten, Bd. VI.

in dieser Richtung am weitesten vorgeschrittenen Zustand darbietet. Bei allen 4 Species aber haben wir nur 3 große Papillen in Dreieckstellung, dazwischen gar keine oder wenige Vallatae der kleinen Sorte; immer sind es, auch im ganzen, wenige.

Hieran reihe ich die Zunge eines *Cercopithecus* (spec.?), die ich ebenfalls im anatomisch-biologischen Institute zu Berlin vorfand.

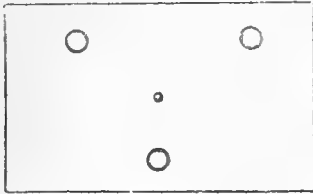


Fig. 11.

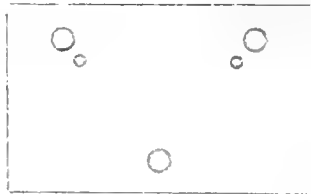


Fig. 12.

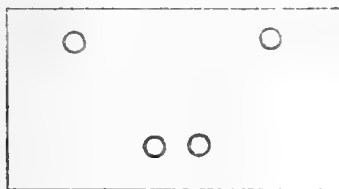


Fig. 13.

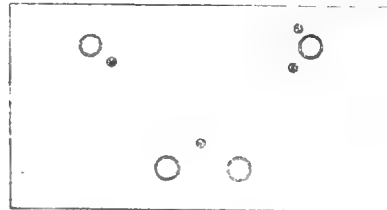


Fig. 14.

Fig. 11. *Cercopithecus* spec.? (STAHR).

Fig. 12. *Cercopithecus sabaeus* (MÜNCH).

Fig. 13. *Macacus rhesus* (STAHR).

Fig. 14. *Inuus cynomolgus* (STAHR).

Die fungiformen Papillen sind an allen Teilen der Zunge vorhanden, relativ groß, aber spärlich an Zahl. Die Foliatae werden beiderseits von 6 Einschnitten gebildet. Die Vallatae stehen in spitzwinkliger V-Stellung; es sind 3 von gleicher Größe. Vor der Zentralpapille eine große Fungiformis.

Also auch dieser *Cercopithecus*, wie der von MÜNCH untersuchte, weichen nicht wesentlich von *Cynocephalus* ab.

Enger zusammen schienen mir *Macacus* und *Inuus* zu gehören. Ich untersuchte einen *Macacus rhesus* und einen *Inuus cynomolgus*.

Macacus rhesus: Die Fungiformes sind groß. Die Foliata besitzt rechts 9 und links 10 Einschnitte, die kurz, tief und regelmäßig sind. Die 2 hintersten Furchen sind ganz kurz, dann folgen längere und die ganze vordere Hälfte wird allmählich nach vorne hin immer kürzer. Vallatae: 4, gleich groß, in obenstehender Stellung (Fig. 13).

Inuus cynomolgus. Fungiformes: Sehr groß, besonders auf dem hintersten Abschnitte der Zungenschleimhaut.

Foliata: Beiderseits 10 sehr tiefe, regelmäßige Einschnitte.

Vallatae: 4, aber das klare Bild wird durch große Exemplare der Fungiformes etwas in seiner Klarheit beeinträchtigt.

Hieraus ist ersichtlich, daß *Macacus* und *Inuus* in den von mir vorgefundenen Exemplaren gleicherweise von *Cercopithecus* darin abweichen, daß hinten, wo sonst im Scheitel des Winkels eine einzige Zentralpapille steht, die beiden in den Skizzen wiedergegebenen großen Vallatae gefunden werden. Von den Anthropomorphen war es Orang, bei dem ich eine Zwillingspapille, die mir aber unvollendet, median gespalten zu sein scheint, vorfand. Diese Befunde dürften wohl kaum miteinander verwandt sein.

Platyrrhine, oder Halbaffen habe ich nicht untersucht, aber ich will mir doch nicht versagen, hier einiges aus MÜNCHS umfangreicher Arbeit herzusetzen. Als Beispiel für die Anordnung bei Platyrrhinae gelte der Rollaffe *Cebus capucinus*. Man sieht wieder die geringe Zahl von nur 3 großen Vallatae in Dreiecksform. Von Prosimiae hat MÜNCH eine große Zahl untersucht und hebt hervor, daß die Vallatae hier Y-Stellung einnehmen; dieselbe Stellung wie wir sie bei *Troglodytes niger* und beim Menschen (überwiegend) vorfinden.

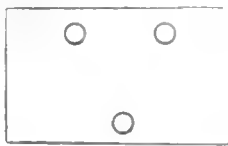


Fig. 15.



Fig. 16.

Fig. 15. *Cebus capucinus* (MÜNCH).

Fig. 16. *Lemur mongoz* (MÜNCH).

Dieser kurze Rückblick auf tiefer stehende Arten lehrt uns nun folgendes: Die Bedeutung der Vallatae, insofern sie sich durch die Größe und Zahl der Papillen erschließen läßt, nimmt, in der Richtung auf den Menschen hin, zu, und zwar steht in dieser Beziehung *Troglodytes niger* am höchsten, dann folgt *Satyrus orang*, dann *Gorilla gorilla*. Die Y-Stellung der Vallatae, die Mensch und wiederum Schimpanse auszeichnen, ist in der Tierreihe nicht neu, sie tritt schon einmal bei den Halbaffen auf. Ueber den mechanischen Anlaß zu einer Vermehrung der Vallatae in der Medianreihe sind wir völlig in Unkenntnis.

Daß die Vermehrung der P. vallatae des Winkels durch Interposition kleinerer Exemplare erfolgt, geht aus der Vergleichung der Skizzen hervor. Bei *Cebus capucinus* und innerhalb der Cerco-

pithecus-Arten findet man noch das einfache Dreieck. Andere Verwandte haben dann einzelne kleinere Vallatae auf den Schenkeln des Winkels, bis wir schon bei *Cynoceph. sphinx* und *C. porcarius* geschlossene Reihen vorfinden. Nicht anders nimmt sich die Anordnung bei *Sat. orang* aus, während die große Lücke („Diskontinuität“ der Stellung) bei *Gorilla gorilla* besser erhalten ist, wo eine Vermehrung mehr an den Spitzen der Schenkel statt hat. Wenn sich aber auch bei den *Anthropomorphae*, wie besonders bei *T. niger*, eine noch so starke Vermehrung der Vallatae findet, immer läßt sich in dem Größenunterschied, der überwiegenden Größe der flankierenden, vordersten Vallatae, die Verwandtschaft untereinander und mit tiefer stehenden Catarrhinen erkennen, während dieser Größenunterschied an der Zunge des Menschen nicht mehr vorhanden ist.

Indessen will ich nicht dafür einstehen, daß nicht auch beim Menschen dergleichen Größenunterschiede gelegentlich gefunden werden und es wäre dies ein Punkt, auf den diejenigen Anatomen zu achten hätten, denen Zungen außereuropäischer „niederer“ Menschenrassen zur Verfügung stehen. Hier will ich nur angeben, daß ich unter meinem Materiale aus Breslau eine Zunge bewahre, die ganz deutlich beiderseits eine erheblich größere „flankierende“ Vallata aufweist. Ich habe das damals¹⁾ selber nicht beachtet, weil ich die Anthropoiden-Zunge noch nicht kannte. Es handelt sich um die Zunge eines 7 Monate alten Knaben aus dem pathologischen Institute zu Breslau; der *Arcus papillaris* ist sehr regelmäßig und besitzt 9 Vallatae, die alle fertig formiert und ungeteilt sind.

Friedenau, den 29. Januar 1906.

1) SCHWALBES Zeitschr. f. M. u. A., l. c., 1901, p. 221.

Die Morphologie des Urogenitalsystems eines weiblichen Gorilla.

Von

Dr. med. et phil. **Ulrich Gerhardt,**

Privatdozenten der Zoologie und Assistenten am Zoologischen
Institut der Universität Breslau.

Hierzu Tafel XXXII und 1 Figur im Text.

Die weiblichen Geschlechtsorgane des Gorilla haben seit BISCHOFFS (2a) Untersuchungen nur noch durch DENIKER (5) eine Schilderung erfahren. Während BISCHOFF 3 Exemplare zur Verfügung standen, hat DENIKER nur eines untersucht.

Die Untersuchung der Morphologie des weiblichen Urogenitalsystemes eines im Breslauer Zoologischen Garten verstorbenen Gorilla ergab nun in einigen Punkten Abweichungen von den Resultaten der genannten Autoren. Ich habe in Kürze einige dieser Punkte bereits auf dem Zoologentage in Breslau 1905 besprochen und werde nicht umhin können, auf manches damals Erwähnte hier noch einmal zurückzukommen.

Der Gorilla, an dem ich diese Untersuchungen anstellen konnte, befindet sich jetzt im Besitz des Breslauer Zoologischen Instituts. Herrn Professor KÜKENTHAL, der die Anregung zu einer monographischen Bearbeitung des Tieres gab und mir das Urogenitalsystem zur Untersuchung überließ, sage ich auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank.

Wie zu erwarten war, zeigt das Urogenitalsystem des weiblichen Gorilla in seiner Gesamtkonfiguration große Uebereinstimmung mit dem der übrigen Anthropoiden und des Menschen. Dies ist leicht aus der Tatsache zu verstehen, daß es sich in allen Fällen um unipare Formen mit mehr oder minder aufrechter Körperhaltung handelt.

Besonders groß ist die Aehnlichkeit zwischen den Urogenitalorganen des Orang-Utan und denen des Gorilla.

Im folgenden soll nun einer Beschreibung des weiblichen Urogenitalsystems beim Gorilla eine vergleichende Besprechung folgen.

Beschreibender Teil.

Ich beginne mit der Schilderung der Harnorgane, die wenig Besonderheiten aufweisen.

Die Nieren sind in ihrer Form unter sich verschieden. Während die rechte Niere langgestreckt, platt und relativ schmal ist (8 : 4,4 : 2 cm), ist die linke breiter, kürzer und dicker (7 : 5 : 3 cm). Die Nieren weisen beiderseits die Bohnenform auf, die nur rechts eine Streckung und Abplattung erfahren hat. Ihr Außeres, die Beschaffenheit der beiden Nierenkapseln, zeigt nichts Besonderes, die innere Kapsel läßt sich leicht abziehen.

Auf dem Längsschnitt zeigen beide Nieren eine sehr deutliche Abgrenzung von Mark und Rinde. Rechts finde ich die Rinde ca. 1,0 cm, die Marksicht ungefähr 2,3 cm dick. Links erreicht die Rinde eine Dicke von 0,65—1,2 cm, das Mark von 1,8 cm. Die Rinde ist stark rötlich und umgibt als ziemlich schmaler Mantel die Markpartien. Es ist möglich, daß diese Schmalheit auf Rechnung der chronischen Nephritis zu setzen ist, an der das Tier eingegangen ist. Die Glomeruli oder die Orte, an denen sie gelegen waren, lassen sich an einigen wenigen Stellen mit bloßem Auge erkennen.

Das Nierenbecken ist ähnlich gestaltet wie beim Menschen, auch ebenso von Fett ausgekleidet. Auch die Calyces renis, die auf der Schnittfläche sichtbar werden, zeigen dieselbe Anordnung wie beim Menschen. Ich zähle rechts 5, links 6 Nierenkelche.

Die Ureteren verlaufen gleichmäßig dick (0,4 cm), ohne Besonderheiten, zur Blase. Ihre beiderseitige Länge ist etwas verschieden, sie beträgt links 24,5 cm, rechts 29 cm.

Die Harnblase stellt einen fast genau kugelig gestalteten, ziemlich weiten Sack dar. Die beiden seitlichen Ausbuchtungen, die wir von der menschlichen weiblichen Blase kennen, fehlen hier vollständig. Der Durchmesser beträgt in allen Richtungen 5,9 bis 6 cm. Die Blase erinnert also mehr an die des Mannes, bei dem sie gleichfalls annähernd Kugelgestalt besitzt.

Die Urethra mündet etwa 1½ cm unterhalb der Clitoris (am frischen Objekt gemessen) in das Vestibulum vaginae.

Die Geschlechtsorgane des weiblichen Gorilla ähneln ganz außerordentlich denen des Orang-Utan, von denen die beistehende Figur ein Bild zur Vergleichung geben soll.

Die Ovarien sind bei unserem Exemplar auffallend dünn und lang, spindelförmig. Sie machen den Eindruck der Unreife und haben eine völlig glatte Oberfläche, wie wir sie bei dem infantilen menschlichen Eierstock kennen. An der Oberfläche des rechten Ovariums findet sich eine eigentümliche, dreiseitige narbige Einziehung, fast gestaltet wie die Bißnarbe eines Blutegels. Schon der äußere Anschein sprach nicht dafür, daß eine von einem erfolgten Follikelsprung herrührende Narbe vorliege, es lag vielmehr der Gedanke an eine künstliche Verletzung oder dergleichen nahe. Ein Schnitt, der durch diese Stelle in der Längsrichtung des Ovariums geführt wurde, zeigt, daß dicht unter der Einziehung ein ziemlich reifer Follikel liegt, daß also von einer Corpus-luteum-

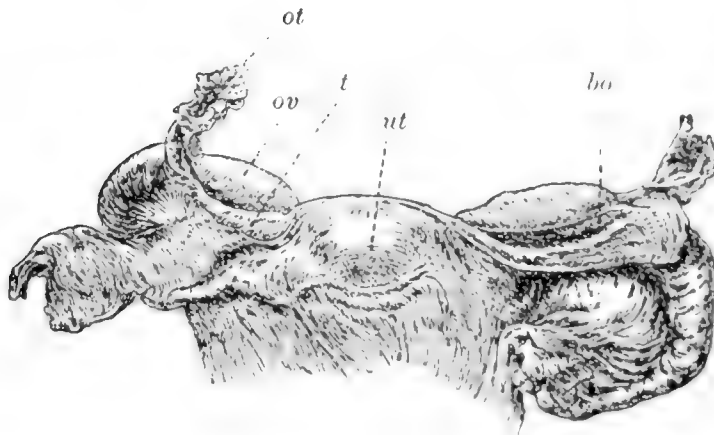


Fig. 1. Uterus mit Adnexen von *Simia satyrus* juv. Nat. Gr. *bo* Bursa ovarica, *ov* Ovarium, *ot* Ostium tubae, *t* Tuba, *ut* Uterus.

Bildung keine Spur zu sehen ist. Vielleicht ist die Einziehung dadurch entstanden, daß über dem Hohlraum des Follikels durch Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit das Epithel des Ovariums eingesunken ist. Doch ist das natürlich nur eine Vermutung, ich

halte diesen Hergang aber für den wahrscheinlichsten, weil eine mechanische Verletzung, die eine Wunde gesetzt hätte, bei einem so geschützt gelegenen Organ wie dem Ovarium wohl so gut wie ausgeschlossen ist, es müßte denn sein, daß bei der Präparation die Ovarialoberfläche verletzt worden wäre, und das glaube ich mit Sicherheit ausschließen zu können.

Auf den Schnittflächen der beiden Ovarien liegen nur wenige größere Follikel, von denen nur zwei dicht unterhalb der Oberfläche liegen. Es finden sich nicht, wie dies sonst bei erwachsenen Anthropoiden und menschlichen Frauen der Fall ist, Follikel, die hügelförmig die Ovarialoberfläche überragen. Corpora lutea sind nicht vorhanden.

Aus allen diesen Befunden, der glatten Oberfläche, dem geringen Gehalt an entwickelteren, aber auch dann noch nicht sprungreifen Follikeln und dem Fehlen jeglicher Corpora lutea glaube ich entnehmen zu können, daß unser Gorillaweibchen, das wohl mindestens 11—12 Jahre alt geworden ist, noch nicht geschlechtsreif war. Daß aber der Geschlechtsapparat doch schon seine Anwesenheit im Körper physiologisch bemerkbar machte, geht aus Direktor GRABOWSKYS Beobachtungen hervor, nach denen das Tier in ca. 4-wöchentlichen Intervallen Zeichen geschlechtlicher Erregung aufwies. Periodische Blutungen aus den Genitalien oder Schwellungen der Schamlippen, die sich sonst (HEAPE 12, 13) bei den erwachsenen Affen, und auch beim Schimpansen finden, sind hier nie aufgetreten. Die Tuben verlaufen sehr gestreckt, noch mehr als beim Menschen. Ihr Durchmesser bleibt während der ganzen Länge gleich (ca. 0,4 cm). Die Länge der rechten Tube beträgt von der Mündung in die äußere Wand des Uterus bis zum Ostium abdominale 5,05 cm, die der linken, ebenso gemessen, 5,45 cm. Das Ostium tubae ist auf beiden Seiten von einem Kranz wohlausgebildeter Fimbrien umstellt, die ungefähr denselben Grad der Ausbildung erreichen, wie beim Menschen. Die Entfernung der am weitesten voneinander entfernten Fimbrien beträgt rechts 2,55 cm, links 1,85 cm. Eine Fimbria ovarica ist nicht vorhanden, es findet sich beiderseits nur ein kleines wenige Millimeter langes Rudiment einer solchen. In dieser Hinsicht ist also der Apparat zur Eiüberführung beim Gorilla, wenigstens bei unserem Exemplar, noch unvollkommener gebaut als der des Menschen.

Was die Peritonealbekleidung des Ovariums und der Tube betrifft, so kommt es beim Gorilla ebensowenig wie bei dem Orang-Utan und dem Menschen zur Bildung einer Bursa ovarii, ja, sie ist beim Gorilla sogar ganz besonders wenig ausgebildet. Hier ist die Nische hinter den Eierstöcken, zwischen ihnen und der Mesosalpinx, so seicht, daß sie kaum die hintere Fläche des Ovariums zu bedecken im stande ist. Beim Orang-Utan ist eine Bursa zwar gleichfalls nicht vorhanden, aber die ihr entsprechende Vertiefung ist doch weiter als die beim Gorilla, bei dem die peritoneale Hülle jedenfalls sicher nur eine sehr geringe Rolle für den Eitransport spielen kann.

Auch hier haben wir, wie überall, bei sehr gestrecktem Tubenverlauf eine weitgehende Rückbildung der Bursa ovarii.

Der Uterus simplex des Gorilla erinnert in seiner Form an den des Menschen, weit mehr aber noch an den infantilen

Uterus des Orang-Utan. Aus dem oben über die Unreife der Ovarien Gesagten geht hervor, daß ein infantiler Habitus des Uterus von vornherein zu erwarten war. Dementsprechend ist das Corpus uteri klein und flach. Die Länge des Uterus vom Fundus bis zur Portio, in der Mittellinie gemessen, beträgt 4,15 cm, die Breite in den oberen Partien des Corpus 1,75 cm, die größte Dicke 1,3 cm.

Das Cavum uteri ist nur ein ganz enger Spalt, da die vordere und hintere Uteruswand fast einander anliegen. Seine Länge beträgt 3,7 cm. Die Dicke der Muskulatur ist auf dem Schnitt 0,65 cm. Die Portio vaginalis ragt als 0,2 cm langer Zapfen ins Scheidengewölbe hinab. Beiderseits inseriert als 0,8 cm breiter derber Strang an der Außenfläche der Uteruswand das Ligamentum uteri rotundum. Das Ligamentum latum, dem der Uterus, gerade so wie beim Menschen eingelagert ist, ist jederseits 3,05 cm lang und 4,55 cm breit.

Die Vagina bildet an ihrem oberen Ende vor und hinter der Portio vaginalis uteri einen kürzeren vorderen und einen längeren hinteren Fornix vaginae. Die Scheide selbst ist ein Kanal von 4,75 Länge, ihr Umfang beträgt, in der unteren Partie gemessen, 3,8 cm. In der unteren Hälfte, besonders an der vorderen Wand, lassen sich deutliche Längsrünzeln mit etwas schrägem Verlauf erkennen. Diese Rünzeln, die an der vorderen Wand zu einer deutlichen, 4,7 cm langen, 1,6 cm breiten Säule von queren Falten zusammenfließen, sind sehr fein und dicht gestellt. Ihre Ausbildung ist sehr viel geringer als beim Menschen. Die oberen Partien der Vaginalwand sind glatt. Alle Falten der Scheide vereinigen sich an deren unterem Ende zur Bildung eines deutlichen Hymens, der als ca. $\frac{1}{2}$ cm breite halbmondförmige Falte, besonders an der hinteren Vaginalwand, deutlich ins Lumen der Scheide vorspringt. Die Form des Hymens ist also die beim menschlichen Weibe häufigste. Unterhalb des Hymens, in der Wand des Vestibulum vaginae, liegen tiefe Nischen, zwischen denen Falten oder Rünzeln vorspringen, doch stehen sie viel weiter voneinander entfernt als in der Vagina. Die Tiefe des Vestibulum beträgt 1,1 cm. Die Vulva des Gorilla unterscheidet sich wesentlich von der menschlichen dadurch, daß von Labien eigentlich überhaupt nicht gesprochen werden kann. Die Rima vulvae ist am konservierten Präparat ein 1,8 cm langer Spalt, während ihre Länge an einem unmittelbar nach dem Tode des Tieres abgenommenen Gipsmodell 2,15 cm beträgt. Die Breite der Schamspalte ist am Modell

(nach starker Ausdehnung durch die injizierte Gipsmasse) 0,8 cm, während die beiden Ränder der Spalte im natürlichen Zustand eng aneinander lagen. Dieser Spalt wird beiderseits von schmalen, scharfen Rändern eingefast, an denen keine Spur von Fetteinlagerung oder kavernösem Gewebe bemerkbar ist. An dem hinteren Winkel der Vulva stoßen die beiden Ränder aneinander, ohne daß eine besondere, als „Kommissur“ zu bezeichnende Falte gebildet wäre. Vorn ziehen sich von den beiden Labien aus zwei Falten zur Clitoris empor, die $\frac{1}{2}$ cm über der eigentlichen Schamspalte gelegen ist. Im Verhältnis zu der außerordentlich geringen Größe und zu der Unansehnlichkeit der gesamten äußeren Genitalien zeigt die Clitoris eine ziemlich beträchtliche Größe. Sie ist, wie die ganze Scham, dunkel schwarzgrau gefärbt, in ihrer vorderen Hälfte wird sie umhüllt von einem wohlausgebildeten Praeputium clitoridis, als dessen Fortsetzung zwei Falten zu der den kleinen Schamlippen des Menschen homologen Begrenzung der Rima vulvae herabziehen. An der unteren Fläche der Clitoris findet sich eine seichte Rinne. Die Glans clitoridis ist kuppenförmig gerundet, ihr größter Durchmesser beträgt 3,5 mm. Ueber der Clitoris, nach der Bauchwand hin, verstreicht das Praeputium ganz allmählich. Von einer nennenswerten Fetteinlagerung, die mit einem Mons veneris vergleichbar wäre, ist nichts zu bemerken, ebenso wenig ist die Umgebung der Vulva durch stärkeren Haarwuchs ausgezeichnet.

Eine Besonderheit bietet noch der peritoneale Ueberzug der Beckenorgane. Die Gesamtanordnung ist genau so wie bei den übrigen Anthropoiden und dem Menschen. Von der vorderen Bauchwand schlägt sich das Bauchfell auf die Blase um, um dann zwischen ihr und dem Uterus die Excavatio vesico-uterina zu bilden. Diese Vertiefung ist ca. 2,5 cm tief und wird beiderseits von einer horizontalen, von vorn nach hinten verlaufenden Falte begrenzt. Sodann überzieht das Peritoneum den Uterus, der dadurch in die Duplikatur des Ligamentum latum zu liegen kommt. Dieses setzt sich nach beiden Seiten in ganz derselben Weise fort wie beim Menschen, bildet das Mesenterium der Tube oder die Mesosalpinx, das Mesovarium und das eigentliche Ligamentum latum, zwischen dessen Blättern das Ligamentum uteri rotundum zur Inguinalgegend zieht. Zwischen den beiden Blättern des Mesovariums vermag ich keine deutlichen Reste des Nebeneierstockes zu erkennen.

Ganz besonders auffallend ist das Verhalten der Excavatio

recto-uterina oder des DOUGLASSchen Raumes. Wir können wie beim Menschen einen oberen und unteren Teil dieses Raumes unterscheiden. Aber während das menschliche Cavum Douglassi durch zwei sagittal vom Rectum zum Uterus verlaufende Falten, die Plicae Douglassii, in seinen oberen und unteren Teil geschieden wird, findet sich beim Gorilla eine scharfe, ringförmige Falte, die eine deutlich abgesetzte Grube an der Basis der Exca-vatio umfaßt. Der Durchmesser dieser Grube an ihrer oberen Peripherie beträgt knapp 1 cm, ihre Tiefe 0,4 cm. Deutliche Liga-menta utero-sacra, wie sie beim Menschen in den DOUGLAS-schen Falten verlaufen, liegen auch beim Gorilla jederseits in den seitlichen Partien der Ringfalten.

Vergleichender Teil.

Eine Vergleichung der Harnorgane des Gorilla mit denen anderer Anthropoiden und des Menschen ergibt wenig Besonderheiten. Die Nieren des Gorilla sind leicht asymmetrisch gestaltet, doch ist hierin keine Besonderheit zu erblicken. Auch beim Menschen kommen leichte Asymmetrien im Bau der Niere häufig vor, mit individuellen Schwankungen, je nach der Kon-figuration des gesamten Bauchinhaltes. Beim Orang-Utan finde ich in einem Fall die Asymmetrie der Nieren viel bedeutender; hier ist nur die linke Niere typisch bohnenförmig, während die rechte mehr dreieckig geformt ist. Bei einem zweiten mir zur Verfügung stehenden Orang-Utanweibchen finde ich jedoch beide Nieren von dieser zuletzt erwähnten Dreieckform. Bekannt ist aus der Veterinäranatomie, daß die Nieren des Pferdes ganz regel-mäßig eine weitgehende Asymmetrie aufweisen. Nach ELLEN-BERGER und BAUM (6) ist „die Form und Größe der Niere ver-änderlich; häufig ist die rechte Niere schwerer als die linke; die letztere ist länger als breit und hat deshalb meist annähernd die Bohnenform . . . , die rechte Niere erscheint, da sich die beiden Enden derselben nähern, mehr dreieckig, fast herzförmig und ist kürzer als breit“. Dieser Befund entspricht dem bei dem ersten Orang-Utan von mir geschilderten. Die häufig vorkommende Asym-metrie der Form der Niere einerseits und deren Inkonstanz bei einer Species andererseits (Orang-Utan) läßt sich ungezwungen aus der Lage der umgebenden Eingeweide verstehen. Leber, Milz, Magen und Darm üben einen Druck auf die Niere aus, der auf beiden

Seiten im allgemeinen eine verschiedene Form hervorbringt. Es ist dabei von vornherein klar, daß hierbei wieder eine Menge von individuellen Schwankungen möglich ist, so daß verschiedene Grade der Asymmetrie erreicht werden können. Deshalb ist auch im allgemeinen die Verschiedenheit der Nieren untereinander in Form und Größe morphologisch von geringem Belang, obwohl sich wohl immer häufiger rechts eine Dreiecksform der Niere findet.

Das Nierenbecken weicht in seiner Form und der Anordnung der Calyces nicht von dem menschlichen ab, auch gleicht es hierin dem von *Simia satyrus* und *Siamang syndactylus*. Doch finde ich bei diesen beiden Anthropoiden die Rindenschicht der Niere beträchtlich breiter im Verhältnis zur Marksicht als beim Gorilla. Ich möchte aber nochmals darauf hinweisen, daß es sich bei diesem um ein an Nierenkrankheit gestorbenes Tier handelt.

An den Harnleitern vermag ich beim freipräparierten Organ keine Ampulle im unteren Teil zu erkennen, womit aber keineswegs gesagt sein soll, daß sie in vivo nicht möglicherweise bestanden hätte.

Die kugelige, nicht mit seitlichen Ausbuchtungen versehene Harnblase finde ich auch bei Orang-Utan und Siamang, so daß die geschweifte weibliche Blase vielleicht eine Eigentümlichkeit des Menschen bildet.

Die weiblichen Geschlechtsorgane des Gorilla weisen in mehrfacher Hinsicht Besonderheiten auf, die sie nicht nur von denen des Menschen, sondern auch von denen anderer Anthropoiden in mehreren Punkten nicht unbeträchtlich unterscheiden.

Die Vergleichung zwischen den Geschlechtsorganen des Menschen und der anthropoiden Affen, die BISCHOFF (1, 2) gegeben hat, ist zwar sehr genau und ausführlich. Doch habe ich in manchen Punkten Abweichungen von BISCHOFFS Angaben gefunden, die mir zum Teil nicht unwesentlich erscheinen.

BISCHOFF stand bei der Ausführung seiner vergleichenden Untersuchungen reicheres Material zur Verfügung als mir. So konnte er 6 Schimpansenweibchen untersuchen, während mir von diesem Affen kein weibliches Genitale zu Gebot stand. Von Orang-Utans lagen BISCHOFF drei Urogenitalsysteme, mir zwei vollständige und ein Uterus vor, er konnte ferner Genitalien von drei ♀ Gorillas untersuchen, von denen allerdings nur eines ganz vollständig war, mir stand nur ein Urogenitalsystem zur Verfügung. Von Gibbons kann ich nur ein Urogenitalsystem eines weiblichen *Hylobates (Siamang) syndactylus* zur Vergleichung heran-

ziehen, auch BISCHOFF (1) hat nur ein Exemplar von *Hylobates* untersucht. Ich verfüge also im ganzen als Vergleichsmaterial nur über Genitalien von Orang-Utan und Siamang.

Die Ovarien unseres Tieres zeigen dieselbe Gestalt, wie wir sie beim kindlichen Menschen und auch bei anderen jugendlichen, weiblichen Anthropoiden antreffen, sie zeigen in allen diesen Fällen dieselbe langgestreckte Spindelform bei sehr geringem Querdurchmesser. Beim Menschen und beim Orang-Utan ändert sich in späteren Stadien, beim Eintritt der Geschlechtsreife, diese Form, so daß das Ovarium mehr stumpf-eiförmig wird. Bei den übrigen Anthropoiden, also auch beim Gorilla, Schimpanse und den Gibbons wird es wohl ebenso sein, aber ich vermag keine bestimmten Angaben darüber zu machen, weil mir nur jugendliche Ovarien von Gorilla und Siamang vorliegen, die noch die Spindelform zeigen.

Die Bursa ovarii fehlt dem Gorilla vollständig, und ihr Rudiment, die Nische zwischen Eierstock und Mesosalpinx, ist noch weit weniger ausgeprägt als beim Orang-Utan, dessen Bursa ich früher beschrieben habe. Auch beim Siamang finde ich die Nische, in der das Ovarium liegt, nicht so seicht wie beim Gorilla. Dies hängt, wie ich bereits früher (10) betont habe, mit der Streckung der Tube zusammen, die beim Gorilla einen ganz besonders hohen Grad der Ausbildung gewonnen hat, wohl den höchsten von allen Primaten. Bei dem von BISCHOFF (2) untersuchten Exemplar, dessen Genitalien auf Tab. VI l. c. abgebildet sind, war die Streckung der Tube nicht ganz so stark ausgeprägt wie bei unserem Exemplar, „die Eileiter gehen ganz oben aus den Winkeln des Fundus hervor, sind gegen 5 cm lang und verlaufen nur an ihrem Abdominalende etwas gewunden und gegen das laterale Ende der Eierstöcke hin gebogen.“

Immerhin sind diese Windungen am abdominalen Ende nach der beigelegten Abbildung nur sehr gering, jedenfalls viel geringer als bei den anderen Anthropoiden, von denen BISCHOFF Abbildungen gibt. Beim erwachsenen menschlichen Weibe verläuft die Tube nicht so gestreckt wie beim Gorilla. Im kindlichen Alter ist die Schlängelung der Tube hier sogar sehr ausgeprägt, und auch bei erwachsenen Frauen kommt abnorm geschlängelter Tubenverlauf als Mißbildung und Ursache zu pathologischen Schwangerschaften vor. Im Primatenstamme können wir im allgemeinen eine Tendenz zur Streckung der Tube verfolgen, die besonders innerhalb der Gruppe der katarhinen Affen deutlich erkennbar ist. Bei Anthropoiden und dem Menschen ist der höchste Grad

der Streckung wohl sicher unter dem Einfluß der aufrechten Körperhaltung erreicht; innerhalb der einzelnen Species können, wie wir vom Menschen her wissen, wieder kleine Schwankungen auftreten. Daß beim Gorilla die Streckung der Tube und die mit ihr zusammenhängende Rückbildung der Bursa ovarii einen höheren Grad erreicht hat als beim Menschen, wenigstens nach den wenigen bis jetzt bekannt gewordenen Exemplaren, das zeigt uns aufs neue, daß Charaktere, die für eine Entwicklungsreihe typisch sind, nicht unbedingt in demjenigen Gliede dieser Reihe am meisten ausgeprägt zu sein brauchen, das nach seiner Gesamtausbildung an der Spitze dieser Reihe steht. So sind ja manche Anthropoiden auch in der Reduktion der Steißwirbel weiter fortgeschritten als der Mensch. In unserem Falle handelt es sich ja sogar um ein Merkmal, das nur vom Standpunkt einer solchen Reihenentwicklung aus als Fortschritt bezeichnet werden kann, denn für die Leitung des Eies kann ein so stark reduzierter Apparat, wie ihn Menschen und Anthropoiden besitzen, höchst verhängnisvoll werden.

Der Uterus unseres Exemplars ist sicher infantil. Ganz ähnliche Form des Uterus finden wir bei jungen Simia- und Hylobatesexemplaren, während der Uterus eines älteren, aus Sumatra stammenden Orang-Utanweibchens sehr viel dicker ist und völlig die Form aufweist wie der Uterus des erwachsenen menschlichen Weibes. Die Form des Uterus simplex ist überall innerhalb der Primatenreihe im wesentlichen gleich, die Dicke der Muskelwandung unterliegt wohl nach der Species Schwankungen, die aber kaum bedeutend sein dürften, da die Austreibung eines Foetus wohl, wenigstens bei höheren Formen, überall die gleichen Anforderungen an die Muskulatur stellen wird.

Das Os uteri externum liegt beim Gorilla wie auch beim Orang-Utan und dem Menschen auf der Spitze eines kegelförmigen Zapfens, der Portio vaginalis uteri, oder des Os tincae der alten Anatomen, mit deutlich ausgebildeter vorderer und hinterer Muttermundslippe.

Bei Hylobates ist dieser Vorsprung nicht deutlich entwickelt. BISCHOFF (1) fand bei Hylobates leuciscus nur eine hintere Muttermundslippe und ich kann für H. (Siamang) syndactylus diesen Befund nur bestätigen. Die Wand des Uterus ist mit zahlreichen feinen Falten besetzt und dadurch scharf von der glatten Vaginalwand unterschieden. Dieses verschiedene Verhalten der Schleimhaut bildet an der vorderen Wand die einzige erkennbare Grenze, während die hintere Wand des Uterus

mit einer deutlichen, queren Lippe ins Scheidenlumen vorspringt. Das Genus *Hylobates* nähert sich in diesem Verhalten des äußeren Muttermundes mehr den übrigen katarrhinen Affen, bei denen nirgends eine *Portio vaginalis* mit solcher Deutlichkeit ausgebildet ist wie bei dem Menschen, Gorilla und Orang-Utan. Ueber den Nutzen, den die Erwerbung einer deutlichen *Portio* der Art gebracht haben könnte, lassen sich schwer auch nur Vermutungen aufstellen, da die Geburt ja doch erst ein jedesmaliges Verstreichen der Muttermundslippen erfordert. Wahrscheinlich ist die stark abgesetzte *Portio* nur eine Folge der immer stärkeren Entwicklung der Uterusmuskulatur, die beim Menschen vielleicht den stärksten Grad der Ausbildung erreicht.

Die *Vagina* des Gorilla, wie auch der anderen Anthropoiden unterscheidet sich von der des Menschen nicht unwesentlich durch die andere Anordnung und Beschaffenheit der Runzeln und Falten in ihrer Wand. Beim Menschen findet sich, besonders im jungfräulichen Zustand, an der vorderen und hinteren Vaginalwand je eine Reihe von Querrunzeln, die *Columna rugarum anterior et posterior*. Nach NAGEL (15) ist schon beim Foetus von 7—10 cm Länge eine deutliche Querfaltung der Scheide zu konstatieren, die sich bei Föten aus dem 6. bis 7. Monat sogar bis auf die *Portio vaginalis uteri* erstreckt. Nach GEGENBAUR (8) bilden sich diese Faltenvorsprünge während des Lebens allmählich zurück, „am längsten und vollständigsten erhält sich die vordere Faltensäule“, wohl deshalb, weil sie über der Urethra einen besonders ausgeprägten Wulst, die „*Carina urethralis*“ bildet, der sich nicht vollständig abschleift. — Die Rückbildung der Runzeln beim Menschen geschieht wohl in erster Linie durch die Ausübung der Geschlechtsfunktionen. Im jungfräulichen Zustand ist die Scheidenschleimhaut in sehr kompendiöser Weise in Falten gelegt, die später durch Coitus und Geburten ausgedehnt werden. Der erste Partus insbesondere wird eine so bedeutende Dehnung der Vaginalfalten herbeiführen, daß sie niemals im späteren Leben während der Involution der Genitalien nach der Geburt wieder völlig ausgeglichen wird. Immerhin legt sich aber die Schleimhaut wieder zusammen und bei jedem Geburtsvorgang wiederholt sich dann die Ausweitung mit nachheriger Verengerung. Zwischen den Geburten begünstigen die Falten eine Friktion des Penis bei der Begattung durch die Scheidenschleimhaut.

Bei den anthropoiden Affen finden wir statt der queren Runzeln meist längs- oder schrägverlaufende. BISCHOFF (2a) be-

tont das Fehlen eigentlicher *Columnae rugarum* bei den Anthropoiden. Beim Schimpansen findet er in allen 6 untersuchten Fällen „nur Längsfalten, und zwar nur schwach entwickelte Längsfalten, und durchaus nichts den *Columnae rugarum* des Weibes Entsprechendes“. Dagegen gibt v. HOFFMANN (13) an, bei einem von ihm untersuchten weiblichen Schimpansen habe die Vagina Quersfalten besessen, die besonders im Scheidengewölbe stark entwickelt waren, aber auch in deren unterem Ende an der vorderen und hinteren Wand 2 den *Columnae rugarum* entsprechende Wülste bildeten. Diese beiden Wülste vereinigten sich zu einem Längsseptum in der unteren Scheide. BISCHOFF erklärt v. HOFFMANN'S Befund für sehr befremdend, ich selbst vermag nichts Neues zu dieser Frage beizutragen, doch sind BISCHOFF'S Befunde zweifellos zuverlässig, und auch seine Abbildung auf Taf. VI zeigt deutlich den Mangel eigentlicher *Columnae* bei *Troglodytes*. Auch beim Orang-Utan fand BISCHOFF in der Scheide nur „schwache Längsfalten, die auch wo sie am stärksten entwickelt sind, keine *Columnae* bilden“. Ich finde für *Simia satyrus* BISCHOFF'S Angaben völlig bestätigt. Bei zwei noch jungen Orang-Utanweibchen finde ich auch nur schwache Reihen von Längsfalten, deutlicher auf der hinteren als auf der vorderen Vaginalwand, die keinesfalls den Namen „*Columnae rugarum*“ verdienen.

Für den Gorilla gibt BISCHOFF an, die Scheide sei in ihrem Inneren ganz glatt. Das kann ich für das mir vorliegende Exemplar nicht bestätigen. Ich finde vielmehr die Vagina nur in ihren oberen Partien ganz glatt, während sich unten zwei allerdings schwach entwickelte, einander gegenüberliegende Faltenreihen finden, eine an der dorsalen, eine an der ventralen Seite der Wand. Die Ausbildung der Runzeln an der vorderen Wand ist sehr viel bedeutender als an der hinteren, wo eine schwache *Columna* nur ca. 1 cm weit sich erhebt. Die Faltenreihe der vorderen Wand dagegen ist zwar lange nicht so stark entwickelt wie beim Menschen, aber doch so, daß man sehr wohl von einer *Columna rugarum* sprechen kann. Die einzelnen Falten sind nun nicht alle der Länge nach angeordnet, sondern es finden sich auch deutliche Quersfalten. In den oberen Partien konvergieren 2 annähernd längs, nur etwas nach innen gerichtete Faltenreihen nach einer Art von *Crista urethralis*, die über der Mündung der Harnröhre senkrecht im Scheidenlumen emporsteigt. Im unteren Teile der Scheide ziehen kurze Längsfalten parallel zu dieser medianen *Crista*, der gegenüber an der hinteren Wand auch eine mediane, crista- oder rapheähnliche

Längsfalte vorspringt, an deren beiden Seiten ebenfalls konvergierende Faltenreihen stehen. Die seitlichen Längsfalten nun, zwischen den beiden medianen Hauptfalten, werden verbunden durch Reihen von parallelen, queren Fältchen, die besonders ausgeprägt sind in der Nähe der vorderen medianen Crista.

Wir haben also in dem Verhalten der Scheidenfalten bei unserem Gorillaexemplar eine Art Mittelstufe zwischen dem Befund bei Orang-Utan, Schimpansen und Gibbon einerseits und dem Menschen andererseits, ohne daß dabei natürlich von einem phylogenetischen Uebergangsstadium die Rede sein soll.

Mit der Ausbildung von Querfalten in der Scheide hängt auch die eines anderen Organes zusammen, nämlich die des Hymen. Bisher ist es eine vielumstrittene Frage gewesen, ob dies Gebilde ausschließlich dem Menschen eigen sei, oder auch bei Tieren vorkomme. Manche ältere Autoren, wie CUVIER (4) sprechen von dem Vorhandensein einer Scheidenklappe bei Tieren. Dieser Autor teilt die Bildungen, die sich an der Grenze von Vagina und Vestibulum finden, in drei Gruppen ein: 1) in bloße Verengerungen, 2) in schmale, vorspringende Ränder und 3) in echte Faltenbildungen wie beim Menschen. In einer Fußnote findet sich aber doch die Angabe, daß die Kleinheit des Hymens bei Säugetieren im Vergleich zum menschlichen immerhin auffallend sei, zumal eine abnorme Kleinheit des Hymens beim Menschen als Ausnahme vorkomme.

Das Vorkommen eines echten Hymen gibt CUVIER an bei Rhytina (nach HELLERS Angaben), bei Pferde- und Eselstuten und bei einigen, und zwar platyrrhinen Affen.

Daraus wird der Schluß gezogen, man könne den Hymen nicht mehr als eine spezifisch menschliche Bildung auffassen.

Bei CARUS und OTTO (3) wird das Urogenitalsystem eines weiblichen Lamas abgebildet und im dazu gehörigen Text ihm „eine ringförmige, stark vorspringende Falte, welche die Scheide von der äußeren Scham scharf absetzt und ein wahres Hymen darstellt“, zugeschrieben.

Auch MILNE-EDWARDS (15) steht auf dem Standpunkt, daß der Hymen sich auch bei Tieren finde. Er sagt: „jadis on pensait que cette particularité n'appartenait qu'à l'espèce humaine, mais on la rencontre chez beaucoup de singes, même chez divers carnassiers et chez plusieurs autres mammifères“ (Phoca, Rhytina, auch bei virginellen Wiederkäuern und Einhufern).

HAUSMANN (11) gibt an, daß sich bei unbedeckten Stuten eine wahre Scheidenklappe findet, von der nach Coitus und Partus nur ein schmaler Rest bestehen bleibt. Beim Schwein ist nur eine Verengung, bei der Hündin ein Wulst, aber keine Membran an dieser Stelle vorhanden.

In ziemlicher Uebereinstimmung hiermit findet sich bei ELLENBERGER und BAUM (6) die Angabe, daß beim Pferd ein sehr deutlicher, dem des Menschen homologer Hymen vorkomme. Bei der Kuh fehlt der Hymen, beim Schwein ist er äußerst unbedeutend, bei der Hündin findet sich eine „kleine Scheidenklappe“.

Bei SCHMALTZ (17) finde ich die Angabe, daß bei jungfräulichen Stuten der Hymen manchmal Begattungshindernis wird, und daß er unter normalen Verhältnissen beim ersten Coitus unter Blutung einreißt.

GEGENBAUR (9) gibt keine Daten über die Verbreitung des Hymen unter den Säugern. WIEDERSHEIM (20) gibt nur an, daß an der Grenze zwischen Vorhof und Scheide ein Hymen vorkommen könne, „über dessen Bedeutung und Wesen noch tiefes Dunkel herrsche“.

Nach NAGEL (16) findet sich bei vielen Säugetieren am Uebergang der Scheide ins Vestibulum eine Verengung, bei manchen auch noch ein Querband (Frenum), das als abnorme Bildung auch beim Weibe vorkommt.

MAX WEBER (19) schreibt über den Hymen folgendes: „Bei einer nicht unbedeutenden Zahl von Säugern (Ungulaten, Rodentier, verschiedene Marsupialia) tritt dort, wo die Vagina in den Canalis urogenitalis eintritt, eine deutliche Verengung auf, gewöhnlich begleitet von einer Schleimhautfalte: Valvula vaginalis (Frenulum), die sich bei einzelnen Säugern (Pferd) zu einer ringförmigen Falte vervollständigen kann, die dem vom Weibe bekannten Hymen entspricht und wie dieses die Grenze zwischen Vagina und Urogenitalkanal angibt, bis Coitus oder Geburt sie zerstört.“

Somit wird von einer ganzen Reihe von Autoren für die Stute im virginellen Zustand die Existenz eines wahren Hymen als sicher angegeben, so daß wir sie nicht bezweifeln können¹⁾.

1) LÜHE demonstrierte auf dem deutschen Zoologentag in Marburg 1906 einen außerordentlich derben Hymen eines virginellen Elefanten. Die Kommunikation zwischen Scheide und Vorhof wird nur durch drei minimale Oeffnungen hergestellt.

Während diese Falte zweifellos eine, mindestens äußerlich, dem menschlichen Hymen gleiche Scheidenklappe darstellt, erscheint dies für andere Gebilde bei anderen Tieren an der gleichen Stelle recht zweifelhaft. Schon CUVIER (4) beschreibt eigentümliche, muttermundähnliche Bildungen an der Vestibulo-Vaginalgrenze bei Ursiden. Ich habe an drei Species von *Ursus* (*malayanus*, *isabellinus* und *labiatus*), sowie an *Procyon* und *Nasua* diese Bildungen untersucht und bin zu der Auffassung gelangt, daß sie mit dem Hymen s. str. nicht wohl vergleichbar sind. Ich beabsichtige, später diese eigentümlichen Gebilde noch zum Gegenstande besonderer Studien zu machen.

Wenn wir also von diesen besonderen Ausgestaltungen der Scheiden-Vorhofsgrenze absehen wollen, so finden wir in der Literatur außer für die angeführten Tiere nur noch für die unkontrollierbare *Rhytina* und für einige Affen (CUVIER, v. HOFFMANN) die Existenz eines Hymen angegeben.

Für uns muß es naturgemäß von besonderem Interesse sein, ob in der Reihe der Prosimier und Primaten ein wahrer Hymen außer bei *Homo* vorkommt.

Der eingehendste Untersucher dieser Frage, BISCHOFF, kommt zu anderen Resultaten als CUVIER und v. HOFFMANN. CUVIER hat bei einigen *Platyrrhinen*, v. HOFFMANN beim Schimpansen einen echten Hymen beschrieben. BISCHOFF fand bei niederen Affen niemals eine echte Faltenbildung zwischen Vagina und Sinus urogenitalis, auch bei *Anthropoiden* sieht er die Bildungen an dieser Stelle nicht für ein Homologon des Hymen an. Er schreibt (2a, p. 268):

„Kein *Anthropoiden*- oder Affenweibchen besitzt an dem Scheideneingang ein Hymen in der bei dem menschlichen Weibe allgemeinen und normalen Form einer von dem unteren und den Seitenrändern an dem Scheideneingang halbmondförmig vorspringenden häutigen Klappe. Allerdings ist bei den *Anthropoiden*, sowie bei anderen Affen der Uebergang aus dem Scheidenvorhofe in die Scheide fast immer deutlich markiert, und zwar entweder durch bogenförmige, ineinander übergehende Falten der Schleimhaut des Scheidenvorhofes, oder durch die unteren Enden der Schleimhautfalten der Scheide. Jene Bogenfalten fließen sogar bisweilen, wenn gleich selten und nur individuell, ineinander über und bilden dann eine niedrige, ringförmige Falte am Scheideneingang; ein unbefangenes Urteil wird indessen diese Bildung niemals mit der Bildung des menschlichen Hymen gleichstellen.“

Im einzelnen fand BISCHOFF (2a) bei *Troglodytes* keinen Hymen in 6 Exemplaren, während v. HOFFMANN (14) bei einem Schimpansenweibchen einen wohlentwickelten Hymen fenestratus beschrieben hat. Bei *Simia* konnte weder BISCHOFF noch ich einen Hymen auffinden. Bei *Hylobates* beschreibt BISCHOFF eine ganz besonders auffallende Trennung von Scheide und Vorhof durch starke Entwicklung der Sinus mucosi und der sie voneinander trennenden Falten, von denen namentlich 2 die Harnröhrenmündung umgebende so groß sind, daß sie in auffallender Weise vor die Rima pudendi hängen. „Hier wird es ganz besonders deutlich, daß diese Falten des Scheidenvorhofes etwas anderes sind als der Hymen, obgleich man bei oberflächlicher Untersuchung ganz besonders leicht sich versucht finden könnte, sie als Hymen in Anspruch zu nehmen.“ Bei einem mir vorliegenden Exemplar von *Hylobates* (*Siamang*) *syndactylus* finde ich auch ungewöhnlich deutlich entwickelte Vorhofsfalten, die vorn, in der Umgebung der Mündung der Urethra ziemlich vertikal stehen, dagegen an den hinteren Wandpartien etwas nach vorn konvergieren. In meinem Falle hängen diese Falten nicht aus der Vulva hervor, sind aber von außen zu sehen, wenn man die Labien etwas voneinander entfernt. Ich bin, ganz wie BISCHOFF, der Meinung, daß diese Falten lediglich stark entwickelte, vorspringende Scheidewände zwischen zwei Sinus der Vorhofswand bilden und mit einem Hymen nichts zu tun haben.

Was endlich das Vorhandensein oder Fehlen eines Hymen beim Gorilla betrifft, so steht mein Befund — ein wohlentwickelter, halbmondförmiger Hymen — im Gegensatz zu dem, was BISCHOFF fand. Auch DENIKER (5) hat bei einem jungen Gorillaweibchen keinen Hymen angetroffen und behauptet, dies Organ fehle allen Anthropoiden.

Somit dürfte also das hier vorliegende Gorillaweibchen der erste weibliche Anthropoide sein, bei dem ein zweifelloser, dem des Menschen in Form und Oertlichkeit vollständig entsprechender Hymen deutlich zu erkennen ist. Daraus geht hervor, daß nicht nur beim Schimpansen, sondern auch beim Gorilla individuelle Verschiedenheiten vorkommen. BISCHOFF gibt an, er habe bei einem Gorillaweibchen eine schwache feine ringförmige Falte gefunden, wodurch „ein Rudiment eines Hymen“ gebildet wurde. Bei einem anderen Exemplar fehlte dies Gebilde. Alle drei von BISCHOFF untersuchten Exemplare waren junge Tiere.

Ich möchte noch besonders darauf hinweisen, daß bei den

BISCHOFFSchen Exemplaren die Wand der Vagina glatt war, während sie bei dem mir vorliegenden deutliche, wenn auch schwach entwickelte Columnae rugarum aufweist, wie auch v. HOFFMANN bei seinem Schimpansenweibchen mit Hymen Columnae rugarum beschrieben hat; das scheint mir von Wichtigkeit zu sein, denn der Hymen ist, wie auch NAGEL hervorhebt, in der Hauptsache ein Produkt der Scheide und nicht des Vorhofs, wenigstens beim Menschen, wo es nach diesem Autor auch den gleichen Bau zeigt wie die Falten der Scheidenschleimhaut.

Bei manchen Affen mit glatter Vaginalwand, z. B. bei *Cerco-pithecus sabaeus* ist nun etwas vorhanden, was einem Hymen ähnlich sieht, aber nicht wohl als solcher angesprochen werden kann, nämlich ein schmaler Saum, der durch ein Zusammenfließen der Scheidewände zwischen den einzelnen Nischen der Vorhofswand zu stande gekommen ist, und der ganz dem zu entsprechen scheint, was BISCHOFF bei seinem einen Gorilla gefunden hat. Hymenartige Bildungen können also einerseits dadurch zustande kommen, daß Vorhofsfalten zu einem zusammenhängenden, annähernd ringförmigen Saum konfluieren, andererseits, und zwar in höherer Ausbildung, dadurch, daß die unterste Querfalte der Scheide besonders ausgeprägt ist und membranartig ins Innere vorspringt. Diesen Fall haben wir beim Weibe und bei dem mir vorliegenden Gorillaexemplar, und bei v. HOFFMANN'S Schimpansenweibchen, während ich bei den übrigen Anthropoiden, allen anderen Katarrhinen und Platyrrhinen nur die ersterwähnte Bildung finden kann. Ob der von v. HOFFMANN beschriebene Hymen fenestratus beim Schimpansen einen normalen oder pathologischen Fall darstellt, ist jetzt natürlich nicht mehr festzustellen, dafür, daß es sich um ein nicht häufiges Vorkommnis handelt, spricht, daß BISCHOFF bei 6 Exemplaren keinen Hymen fand.

Uebrigens möchte ich hier noch darauf hinweisen, daß man von dem Fehlen eines Hymens bei Tieren nur dann sprechen darf, wenn es sich um sicher virginelle Individuen handelt. Denn meines Wissens ist es durchaus noch nicht bekannt, ob überall ein Rest der Scheidenklappe in Form von Carunculae myrtiformes zurückbleibt, oder ob sie nicht in manchen Fällen glatt abgerieben werden kann.

Der Gegensatz der Auffassungen von CUVIER (4), der bei mehreren Affen einen Hymen fand, und von BISCHOFF, der überall keinen antraf, läßt sich zu einem gewissen Teil dadurch erklären, daß CUVIER das Gemeinsame des Organisationsplanes der mensch-

lichen und tierischen Genitalien hervorheben will, während BISCHOFF, wie er selbst im Anfang seiner Arbeit erklärt, die Absicht verfolgt, die Unrichtigkeit des HUXLEYSchen Satzes nachzuweisen, die Uebereinstimmung zwischen dem Menschen und den Anthropoiden sei größer als zwischen ihnen und den niederen Affen.

Beim Menschen treffen wir den Hymen mit einer solchen Regelmäßigkeit an, daß wir von seiner Konstanz reden und die Fälle seines gänzlichen Fehlens als Abnormität betrachten dürfen. Bei *Simia* und *Troglodytes*, wohl auch bei *Hylobates* scheint nach den bisherigen Beschreibungen dagegen das Fehlen des Hymen mindestens die Regel zu sein. Wie es sich beim Gorilla verhält, muß gerade nach diesem letzten hiesigen Fall noch genauer untersucht werden. In 2 BISCHOFFSchen und einem DENIKERSchen Fall fand sich kein Hymen, in einem von BISCHOFF beschriebenen ein „Rudiment“ eines solchen und bei meinem Exemplar ein wohlentwickelter Hymen. Diese 5 Fälle lassen keine weiteren Schlüsse zu außer dem, daß beim Gorilla eine Inkonzanz im Auftreten des Hymen vorhanden ist.

So haben wir also beim Menschen eine Unregelmäßigkeit im Auftreten des Hymen (zahlreiche forensische Fälle beweisen das), mit Neigung zur Konstanz, bei Anthropoiden dagegen Inkonzanz mit Neigung zu gänzlichem Fehlen.

Daß an der Grenze zwischen Scheide und Vorhof eine Ringfalte der Schleimhaut entstanden ist, muß zunächst auf die oben erwähnten beiden Faktoren, die Querfaltung der Vagina und die Sinusbildung des Vestibulum, zurückgeführt werden. Bei gänzlichem Fehlen der Scheidenfalten finden wir keinen vollständig entwickelten Hymen. An der Grenze zwischen dem engen, in der Ruhe in Falten gelegten Vaginalrohr und dem viel weiteren Vestibulum läßt sich die Entstehung einer Ringfalte aus einer Verschmelzung der letzten Scheidenfalten leicht verstehen. Wir finden ja überhaupt öfters, an der Mündungsstelle enger Rohre in weitere, Klappenbildungen, so in der Kloake der Vögel und Reptilien (GADOW, 7) und an der Mündungsstelle des Dünndarms in den Dickdarm, wo die *Valvula Bauhini* ihren Sitz hat.

Der Hymen ist ein Organ, dessen Nutzen für den Organismus schwer ersichtlich ist. Möglicherweise dient er ursprünglich als Ventil, wie wir sie manchmal an der Vereinigungsstelle zweier Rohre finden, um Rückstauung einer Flüssigkeit zu verhindern, nach Art der erwähnten BAUHINSchen Klappe. Indessen ist eine derartige Gefahr der Verunreinigung der Scheide

durch Urin sicherlich bei Tieren mit horizontaler Körperhaltung sehr viel größer als beim Menschen. Speziell beim menschlichen Weibe scheint ein Nutzen des Hymens im virginellen Leben nicht ersichtlich und seine einzige Aufgabe ist ja die, später durch die Anforderungen des Geschlechtslebens zerstört zu werden. Als „signum virginitatis“ hat der Hymen natürlich nur forensische und keine zoologische Bedeutung. Wir können uns daher immer noch eher von der Entstehung des Hymen als von den mit dieser Entstehung für den Organismus verbundenen Vorteilen eine Vorstellung machen.

Der Scheidenvorhof, Sinus urogenitalis, des Gorilla ist, wie bei allen Anthropoiden, tiefer als beim Menschen, doch nicht so tief wie bei Simia und Hylobates. Die Sinus seiner Schleimhaut sind tiefe Nischen, die vom Hymen überragt werden.

Die äußeren Geschlechtsteile des Gorilla sind, wie BISCHOFF (2a) schon hervorhebt, außerordentlich „unscheinbar“. Der Mangel großer Labien bei den Tieren kann jetzt wohl als allgemein festgestellt gelten, während CUVIER (4) noch der Meinung huldigte, die Tiere besäßen nur große Schamlippen. Die starke Polsterung der Umgebung der Vulva — Mons veneris und der Labia maiora — mit Fett steht, wie CUVIER trotz dieser falschen Deutung bereits richtig bemerkt, mit der Ausübung des Coitus, bei Homo ab anteriori, bei den Tieren a posteriori, in Beziehung. Unter allen Anthropoiden hat Gorilla die relativ kleinste Vulva und von der Existenz wahrer Bulbi vestibuli kann ich bei meinem Exemplar nichts finden. Bei Simia und Hylobates sind die Labien ebenfalls sehr gering entwickelt, bei Troglodytes dagegen ist die Vulva nach BISCHOFFS Abbildungen beträchtlich voluminöser. Bei einem schwarzen Schimpanseweibchen im Berliner Aquarium sah ich in den 80er Jahren des vorigen Jahrhunderts bedeutende Brunstanschwellung der Vulva, fast wie bei Pavianen. In diesem Punkte scheint sich Troglodytes weit von den anderen Anthropoiden zu entfernen.

Die Clitoris ist nach BISCHOFFS Abbildungen und Angaben bei Troglodytes ebenfalls von der anderer Anthropoiden stark abweichend, groß und dreieckig. Bei Simia, Hylobates und Gorilla ist sie rund, ziemlich dick, mit deutlicher, stumpf kegelförmiger Glans. Ihre Unterseite ist überall gefurcht, besonders deutlich bei Hylobates. Wir sehen also bei den Anthropoiden außer bei Troglodytes in der Clitoris den am meisten in die Augen springenden Teil der äußeren Scham.

Die mangelhafte Ausbildung der großen Labien bei den Anthropoiden geht Hand in Hand mit einer mangelhaften Entwicklung des Scrotum im männlichen Geschlecht. Beim Menschen finden wir dagegen in beiden Geschlechtern eine hohe Ausbildung dieser homologen Organe. Dieser Parallelismus in der Ausbildungshöhe von Scrotum und großen Labien unter den Primaten gilt nicht für viele andere Säuger, bei denen beim Weibchen große Schamlippen fehlen, aber doch das Scrotum beim Männchen einen excessiven Grad der Entwicklung erreichen kann, z. B. für die Ruminantien oder auch für die Beutler, deren Scrotum mit dem der Monodelphier vielleicht gar nicht homolog ist.

Die eigentümliche Gestaltung der *Excavatio recto-uterina* beim Gorilla und Orang-Utan (nicht bei Hylobates) scheint mir deswegen von Interesse zu sein, weil sie mit infantilen menschlichen Zuständen Aehnlichkeit hat. Nach WALDEYER (18) ist beim Menschen im kindlichen Alter der Unterschied zwischen einem unteren, engen und einem oberen, weiten Teil des DOUGLASSchen Raumes weit ausgeprägter und die Grenze zwischen beiden viel deutlicher als beim erwachsenen Weibe. Ich habe menschliche weibliche Becken von Kindern und Erwachsenen mit denen von Simia und Gorilla verglichen, aber selbst bei Kindern die *Excavatio recto-uterina* nirgends so stark ausgebildet gefunden wie bei den genannten Anthropoiden. Bei allen von mir daraufhin untersuchten Menschenaffen (3 Orang-Utans und einem Gorilla) handelte es sich um junge Individuen. Es wäre von Interesse, zu erfahren, ob bei den Anthropoiden ebenfalls wie beim Menschen die Grenzfalte zwischen oberem und unterem DOUGLASSchen Raum im späteren Alter undeutlicher wird. Bei den untersuchten jungen Tieren hatte ich den Eindruck, daß der untere Teil der *Excavatio* in der Entwicklung stehen geblieben sei, und sich zum oberen ähnlich verhalte wie der Wurmfortsatz zum Blinddarm. Am engsten ist der untere Abschnitt bei dem kleinsten Exemplar.

Wenn wir nun noch einmal die wesentlichsten Ergebnisse dieser Untersuchung zusammenfassen, so zeigen die Harnorgane des Gorilla keine Besonderheiten. Die Genitalien weichen von denen der anderen Anthropoiden in einigen Punkten ab. Gemeinsam mit Simia und Hylobates sind: die gestreckte Tube und geringe Entwicklung der Bursa ovarica, die bedeutende Tiefe des Scheidenvorhofes mit seinen Sinus mucosae, das fast vollständige Fehlen von kleinen Schamlippen bei gänzlichem Fehlen der großen,

sowie die starke Prominenz der Clitoris. Der Uterus zeigt allgemeinen Primatencharakter. Besonderheiten des Gorilla haben wir zu erblicken in der Anwesenheit von Querrunzeln in der Scheide sowie eines deutlichen Hymen, dessen Ausbildung jedoch individuellen Schwankungen zu unterliegen scheint. Die Streckung der Tube ist ausgeprägter als beim Menschen.

Die scharf abgegrenzte Vertiefung im Cavum Douglasi findet sich auch bei Simia, beim Menschen existiert sie auch, besonders bei Kindern, jedoch in geringerem Grade.

Während die inneren Genitalien des Gorilla denen des Menschen sehr ähneln, weicht die Konfiguration der Vulva stark von der menschlichen ab. Doch bildet die Anwesenheit eines Hymen wieder eine Annäherung zwischen den Geschlechtsteilen des Menschen und denen des Gorilla.

Nachträglich möchte ich noch bemerken, daß mir zu meinem Bedauern die Arbeit von ZUCKERKANDL (21) über die vergleichende Anatomie der Ovarialtaschen erst nach Abschluß dieser Abhandlung (März 1906) bekannt geworden ist. Ich möchte nicht verfehlen, darauf hinzuweisen, daß ZUCKERKANDL in vielen Punkten zu gleichen Ergebnissen kommt wie ich in meiner Arbeit über die Ueberleitung des Säugetiereies in die Tube (10).

Breslau, Juli 1906.

Literaturverzeichnis.

- 1) BISCHOFF, TH. v., Beiträge zur Anatomie des *Hylobates leuciscus*. Abh. d. kgl. bayr. Akad. d. Wissensch., Bd. X, Heft 1, München 1866.
- 2a) — Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die äußeren weiblichen Geschlechts- und Begattungsorgane des Menschen und der Affen, insbesondere der Anthropoiden. Abhandlungen d. math.-phys. Kl. d. kgl. bayr. Akad. d. Wissensch., Bd. XIII, 1880, Abt. II, p. 207.
- 2b) — Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Ibid., Abt. III, p. 1.
- 2c) — Ueber die äußeren weiblichen Geschlechtsorgane des Menschen und der Affen. Nachtrag. Ibid., p. 169.
- 3) CARUS u. OTTO, Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie, Heft 5, Leipzig 1840.
- 4) CUVIER, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Herausgegeben von DUVERNOY, übersetzt von MECKEL, Leipzig 1810.
- 5) DENIKER, Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. Arch. de Zool. expér., (2) T. IIIbis, 265, 1886.
- 6) ELLENBERGER und BAUM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, 9. Aufl., Berlin 1900.
- 7) GADOW, HANS, Remarks on the cloaca and the copulatory organs of the Amniota. Philos. Transact. Roy. Soc. London, 1877, p. 2.
- 8) GEGENBAUR, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen, Leipzig 1880.
- 9) — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II, Leipzig 1901.
- 10) GERHARDT, U., Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. I. Die Ueberleitung des Eies in die Tuben. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXIX, 1905.
- 11) HAUSMANN, U. F., Ueber die Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies, Hannover 1840.
- 12) HEAPE, W., The menstruation of *Semnopithecus entellus*. Philos. Transact. Roy. Soc., Vol. CLXXXV, 1894.
- 13) — The menstruation and ovulation of *Macacus rhesus* etc. Philos. Transact. Roy. Soc., Vol. CLXXXVIII, 1897, p. 135.
- 14) HOFFMANN, G. v., Die Genitalien des weiblichen Schimpansen. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol., Bd. II, 1877.
- 15) MILNE-EDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. IX, Paris 1870.

- 16) NAGEL, W., Die weiblichen Geschlechtsorgane, in: Handbuch der Anatomie des Menschen von K. v. BARDELEBEN, Bd. VII, Teil II, 1. Abt., Jena 1896.
- 17) SCHMALTZ, R., Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere, Berlin 1899.
- 18) WALDEYER, W., Das Becken, Bonn 1899.
- 19) WEBER, MAX, Die Säugetiere, Jena 1904.
- 20) WIEDERSHEIM, R., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1887.
- 21) ZUCKERKANDL, E., Zur vergleichenden Anatomie der Ovarialtasche. Anatom. Hefte, MERKEL-BONNET, I. Abt., Bd. VIII, Wiesbaden 1897.

Tafelerklärung.

Bezeichnungen:

<i>cl</i> Clitoris	<i>r</i> Rectum
<i>cr</i> Columna rugarum	<i>sv</i> Sinus mucosae vestibuli
<i>f</i> Fimbrien	<i>t</i> Tuba uterina
<i>h</i> Hymen	<i>ur</i> Ureter
<i>ll</i> Ligamentum latum	<i>ut</i> Uterus
<i>ov</i> Ovarium	<i>v</i> Vagina
<i>pd</i> Plica Douglasi	<i>vest</i> Vestibulum
<i>pv</i> Portio vaginalis uteri	<i>vu</i> Vesica urinaria

Tafel XXXII.

Fig. 1. Uebersichtsbild der Genitalien des weiblichen Gorilla. $\frac{1}{1}$.

Fig. 2. Vagina und Vestibulum geöffnet. $\frac{1}{1}$.

Berichtigung.

In Bd. XLI, N. F. XXXIV der Jenaischen Zeitschrift in der Arbeit von Lydia Jacobowa, „Polycladen von Neu-Britannien und Neu-Caledonien“ sind die folgenden Druckfehler zu verbessern.

Im Text:

Seite	Zeile	statt	muß es heißen
123	11 von unten	(Fig. 15, Taf. 7)	(Fig. 15, Taf. 7 und Fig. 3, Taf. 11)
124	6 „ „	(Fig. 6)	(Fig. 15)
124	5 „ „	(Fig. 8)	(Fig. 12)
126	6 „ „	Stylochus?	Stylochus sp.?
139	13 „ oben	Cryptocelis?	Cryptocelis sp.?
141	4 „ „	(Fig. 6)	(Fig. 7)

In der Erklärung der Abbildungen:

Seite 155 Zeile 16 von unten statt *acd* muß es heißen *aed*.

Die folgenden Bezeichnungen fehlen ganz:

adre Epithel der accessorischen Drüsen

phm Pharyngealmasse.

In den Abbildungen:

Tafel	Figur	steht	statt
7,	2	<i>bcZ</i>	<i>bcL</i>
„ 7,	9	<i>ladr</i>	<i>eadr</i>
„ 8,	10	<i>sa</i>	<i>ba</i>
„ 9,	1	♂♂	♀♂
„ 9,	2	♂♂	♀♂
„ 11,	2	<i>bcZ</i>	<i>bcL</i>
„ 11,	8	<i>sa</i>	<i>ba.</i>

Fortsetzung von Seite 2 des Umschlags.

Ant. Reichenow, Uebersicht der auf der deutschen Tiefsee-Expedition gesammelten Vögel. Mit 2 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 M.
Bruno Jurich, Die Stomatopoden der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 6 Tafeln. Preis: 13 M.

Bd. VIII, Lief. I.

Joh. Thiele, Die Leptostraken. Mit 4 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 8 M. 50 Pf.

Bd. IX, Lief. I.

Johannes Meisenheimer, Pteropoda. Mit 27 Tafeln, 9 Karten und 35 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 120 M., Vorzugspreis: 100 M.

Bd. X, Lief. I u. II.

Kapitän W. Sachse, Das Wiederauffinden der Bouvet-Insel durch die deutsche Tiefsee-Expedition. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 18 M., Vorzugspreis: 16 M.

F. Zirkel und R. Reinisch, Petrographie. I. Untersuchung des vor Enderby-Land gedredhten Gesteinsmaterials. Mit 1 Tafel und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 M., Vorzugspreis: 2 M. 50 Pf.

Bd. XI, Lief. I.

Franz Eilhard Schulze, Die Xenophyophoren, eine besondere Gruppe der Rhizopoden. Mit 8 Tafeln. Einzelpreis: 20 M., Vorzugspreis: 16 M. 50 Pf.

Bd. XII, Lief. I—III.

Richard Goldschmidt, Amphioxides. Mit 10 Tafeln und 9 Abbildungen. Einzelpreis: 30 M., Vorzugspreis: 25 M. 50 Pf.

Dr. Günther Neumann, Doliolum. Mit 15 Tafeln und 20 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 40 M., Vorzugspreis: 32 M., 50 Pf.

Dr. C. Apstein, Salpen der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 7 Tafeln und 15 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 18 M., Vorzugspreis: 14 Mark.

Ueber die Biologie in Jena während des 19. Jahrhunderts. Vortrag gehalten in der Sitzung der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft am 17. Juni 1904. Von Dr. **Ernst Haeckel**, Prof. an der Universität in Jena. Preis: 50 Pf.

Vererbung und Chromosomen. Vortrag, gehalten am 27. Sept. 1905 in der Gesamtsitzung der beiden wissenschaftlichen Hauptgruppen der 77. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Meran von Dr. **Karl Heider**, Prof. der Zoologie in Innsbruck. Mit 40 teilweise farbigen Figuren im Text. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Die Inlandstämme der Malayischen Halbinsel. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise durch die vereinigten Malayischen Staaten. Von Dr. **Rudolf Martin**, a. o. Professor der Anthropologie und Direktor des anthropologischen Institutes der Universität Zürich. Mit 137 Textabbildungen, 26 Tafeln und 1 Karte. Preis: 60 Mark.

Die Wirbeltiere Europas mit Berücksichtigung der Faunen von Vorderasien und Nordafrika. Analytisch bearbeitet von Prof. Dr. **Otto Schmiedeknecht**, Custos des F. Naturalienkabinetts in Rudolstadt. Preis: 10 Mark.

Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere. Ein Lehrbuch für Morphologen, Physiologen, praktische Aerzte und Studierende. I. Teil: **Allgemeine Missbildungslehre (Teratologie).** Eine Einführung in das Studium der abnormen Entwicklung von Dr. **Ernst Schwalbe**, a. o. Professor der allgemeinen Pathologie und pathol. Anatomie an der Universität Heidelberg. Mit 1 Tafel und 165 Abbildungen im Text. Preis: 6 Mark.

Untersuchungen zur vergleichenden Muskellehre der Wirbeltiere.

Die Musculi serrati postici der Säugetiere
und ihre Phylogenese.

Von

Dr. F. Maurer,

o. Professor der Anatomie und Direktor der Anatomischen Anstalt in Jena.

Mit 4 Tafeln und 28 Figuren im Text.

Preis: 20 Mark.

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Für Studierende bearbeitet

VON

Dr. Robert Wiedersheim,

o. ö. Prof. der Anatomie, Direktor des anatomischen Instituts der Univ. Freiburg i. B.

Sechste, vielfach umgearbeitete und stark vermehrte Auflage
des „Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbeltiere“.

Mit 1 lithographischen Tafel und 416 Textabbildungen in 814 Einzeldarstellungen.

Preis: brosch. 17 Mark 50 Pf., geb. 20 Mark.

Allgemeine Biologie.

Zweite Auflage des Lehrbuchs

„Die Zelle und die Gewebe“.

Von

Prof. Dr. Oscar Hertwig,

Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin.

Mit 371 Abbildungen im Text. — Preis: 15 Mark, geb. 17 Mark.

Goethes Verhältnis zur Mineralogie und Geognosie.

Rede

gehalten zur Feier der akadem. Preisverteilung am 16. Juni 1906



von

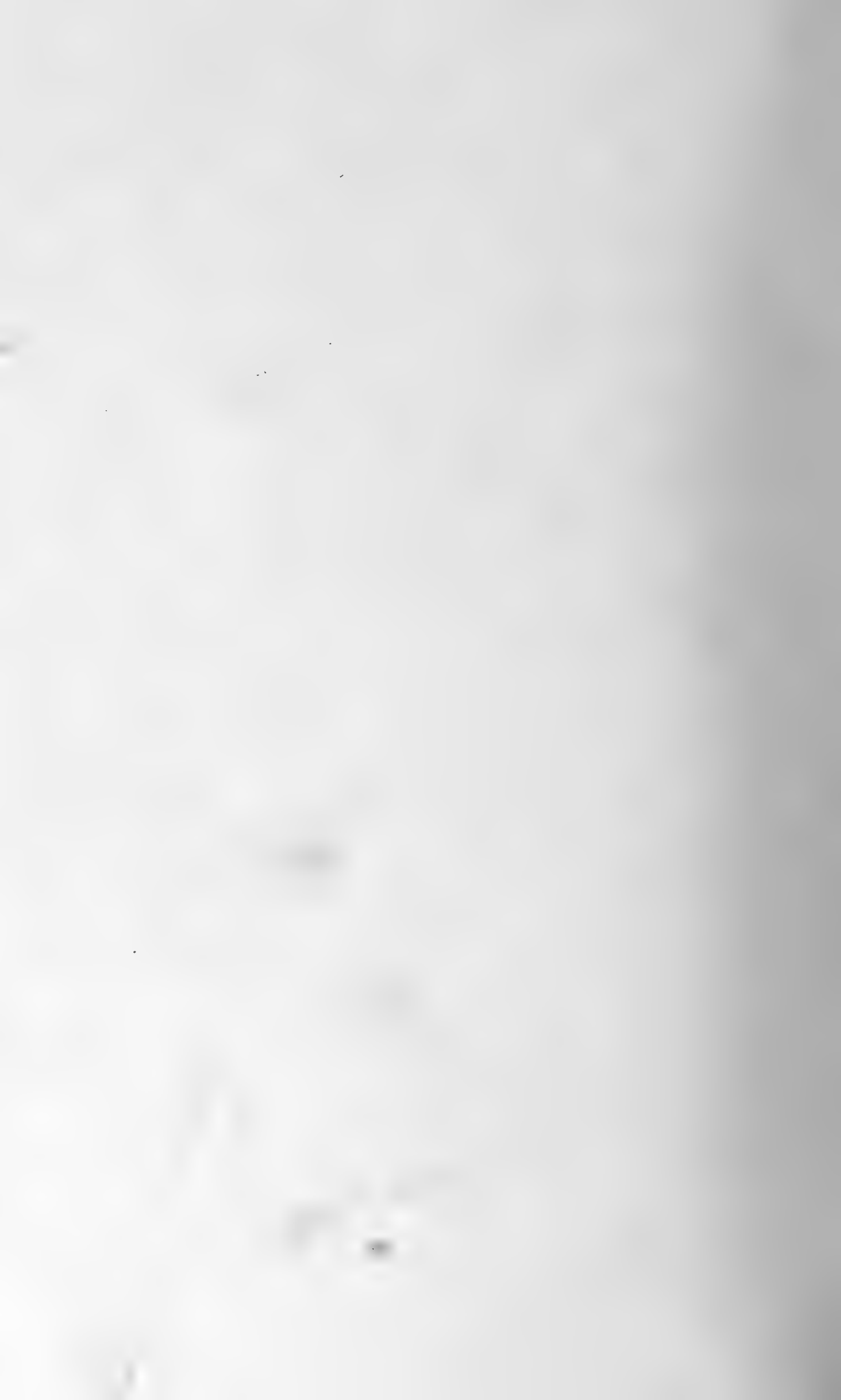
Dr. Gottlob Linck,

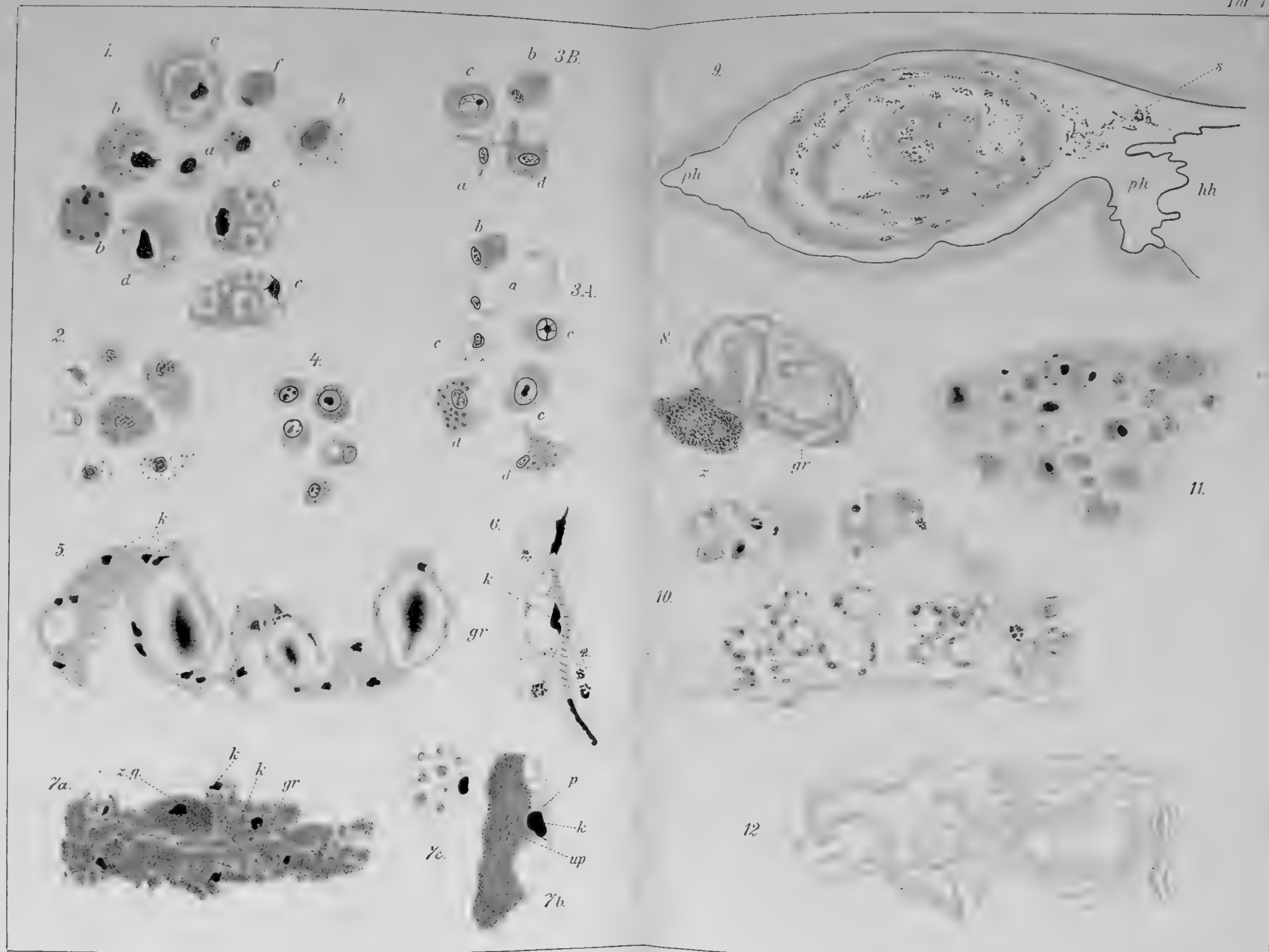
o. ö. Professor der Mineralogie und Geologie,
d. Z. Prorektor.

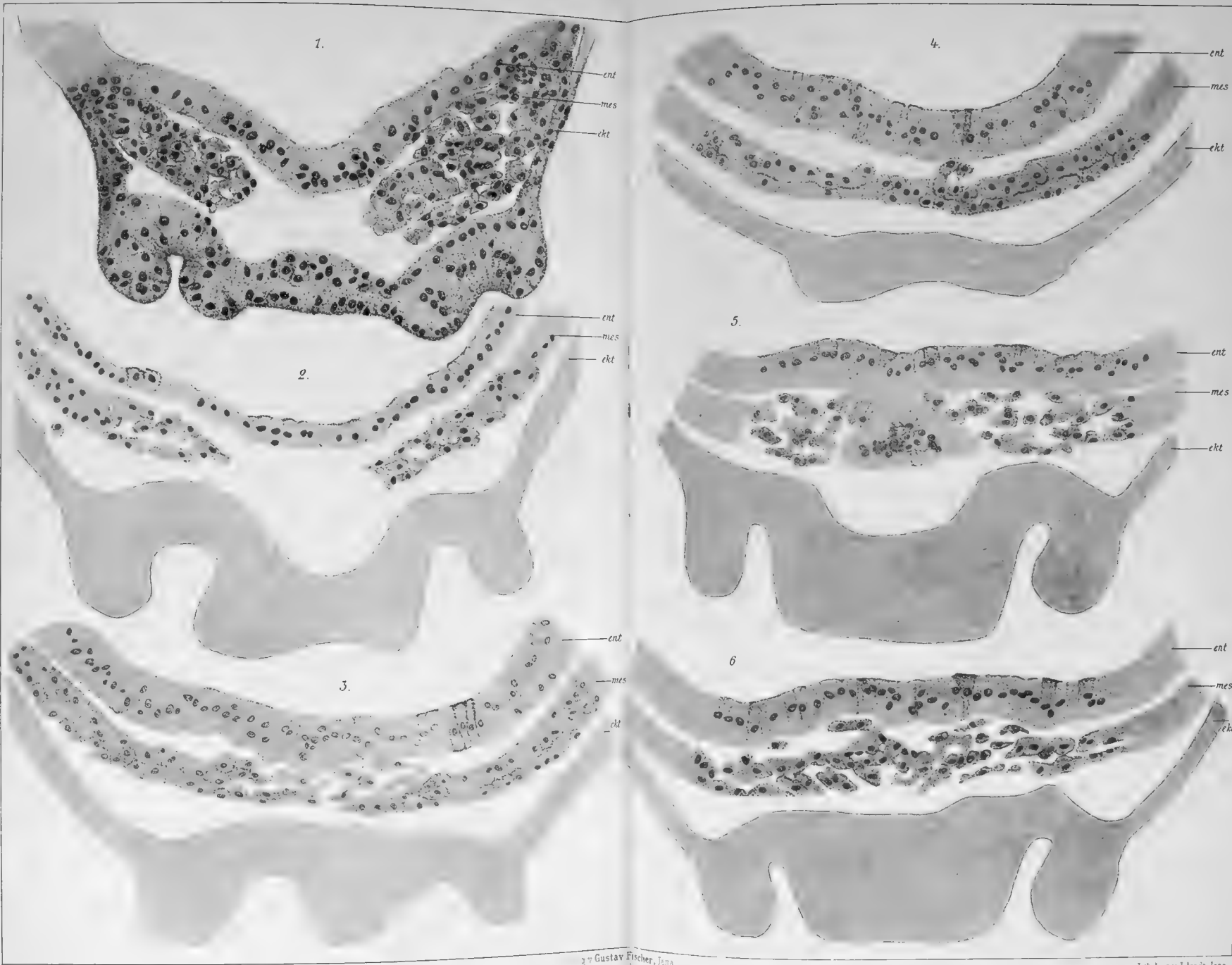
Mit Bildern von Goethe und Lenz und einem Brief-Facsimile.

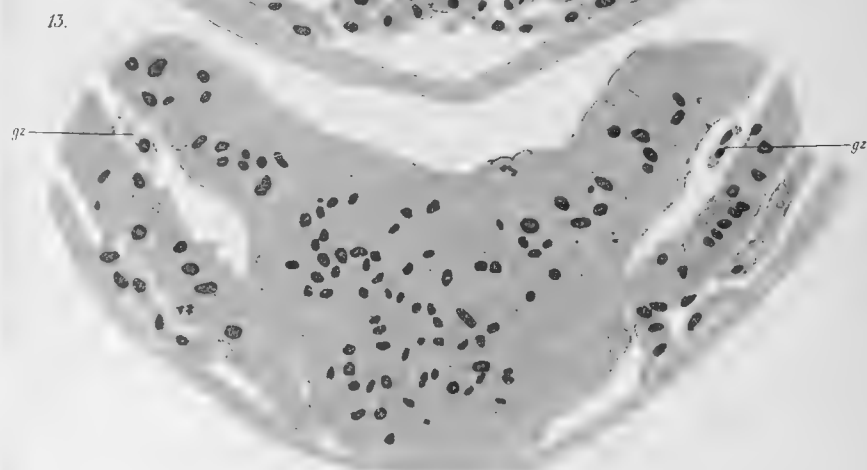
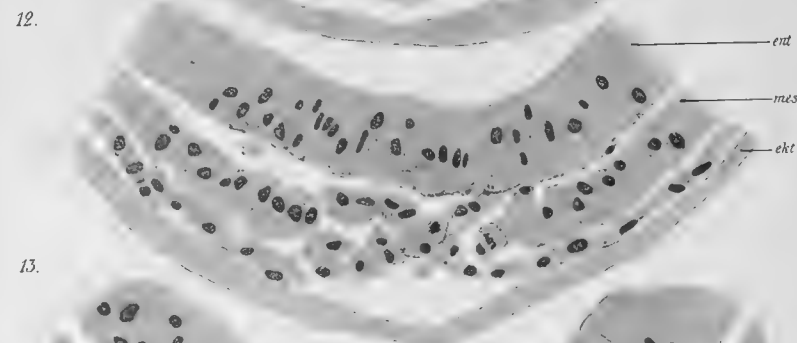
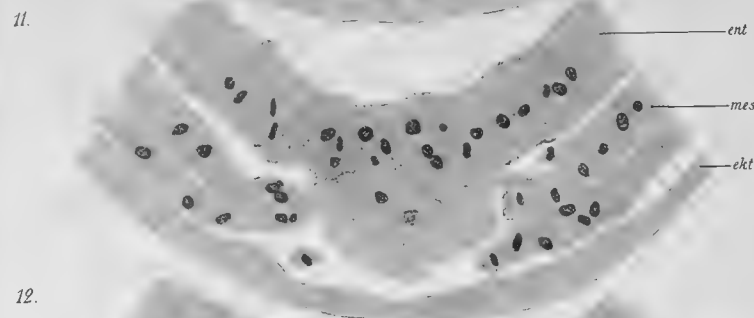
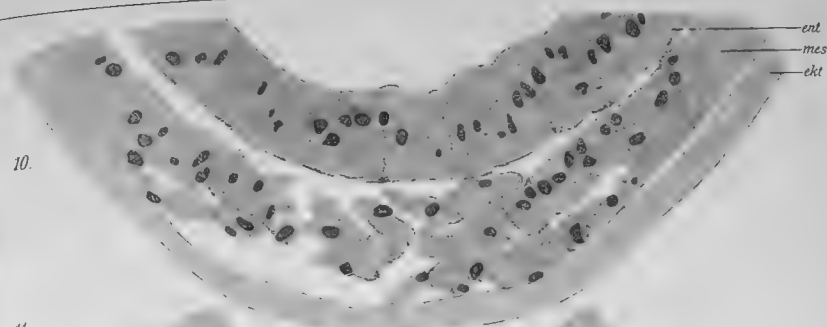
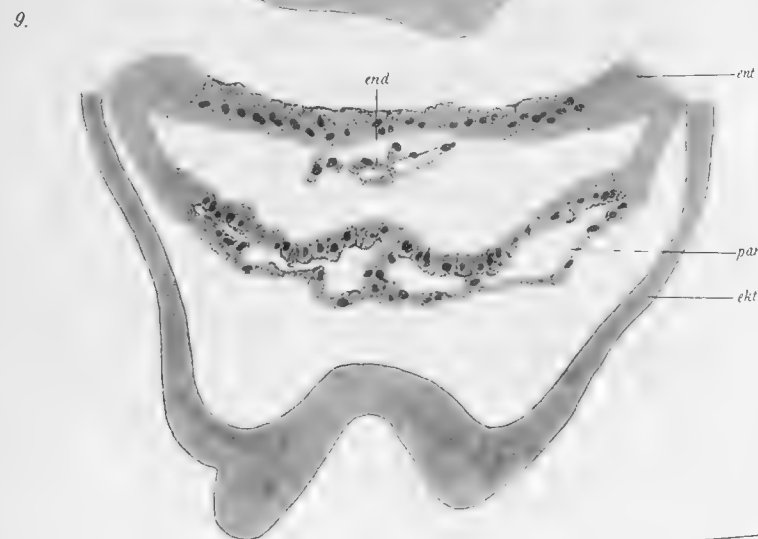
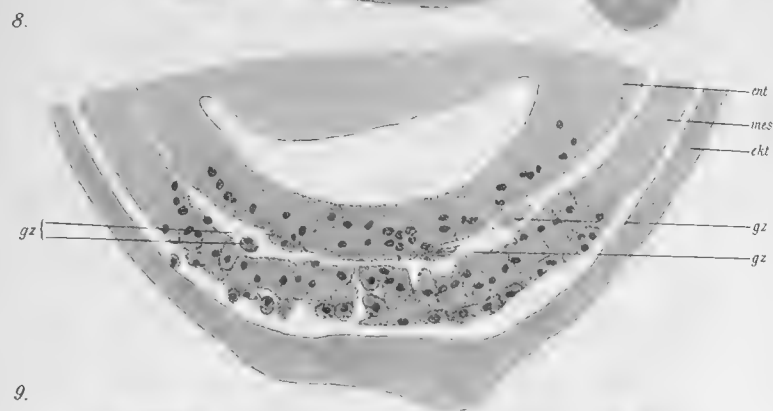
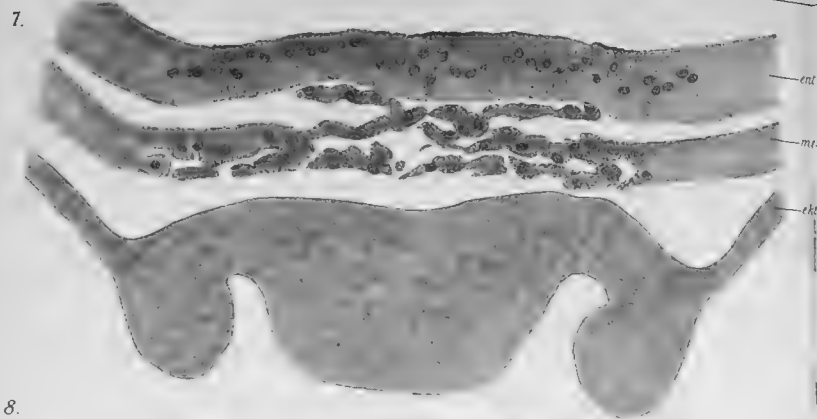
Preis: 2 Mark.

 Diesem Hefte liegt ein Prospekt der Verlagsbuchhandlung Theodor Thomas, Leipzig, bei, welcher geneigter Beachtung empfohlen wird. 





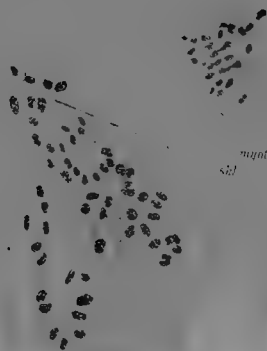
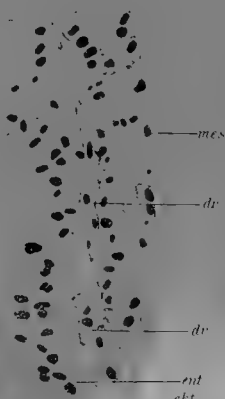
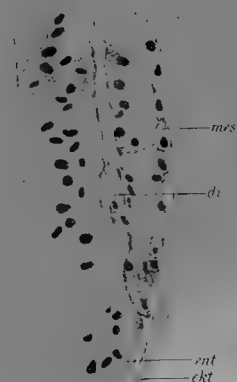




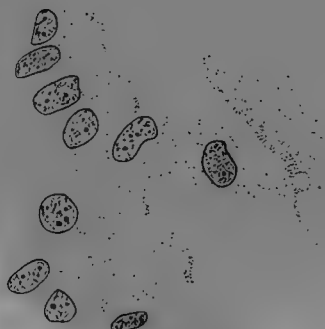
14

15

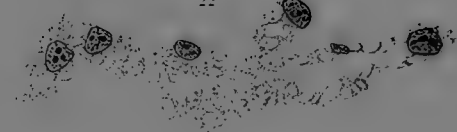
16



19

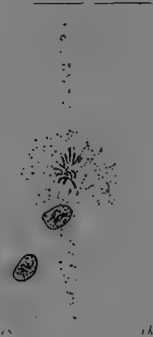
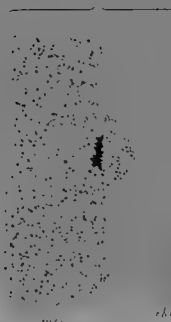


22



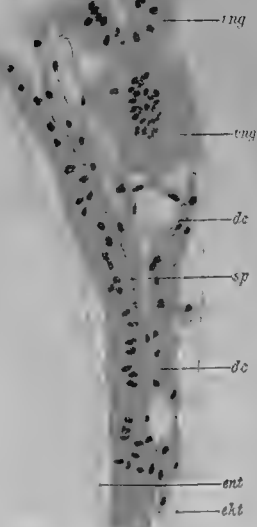
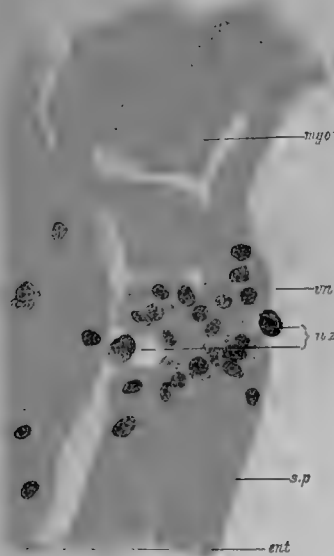
25

24

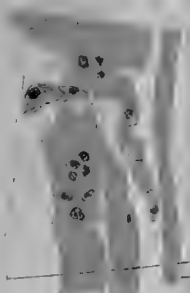


17

18

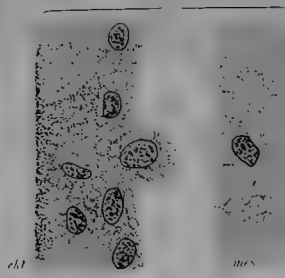


20



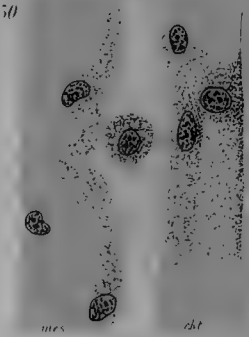
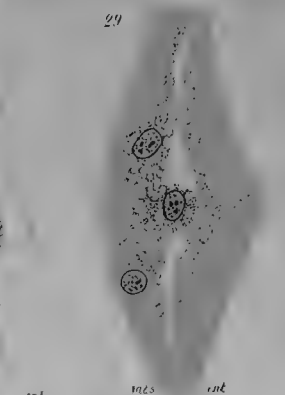
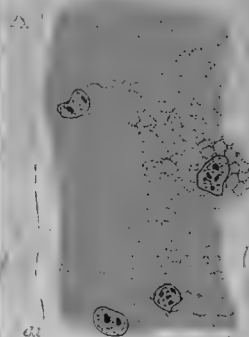
26

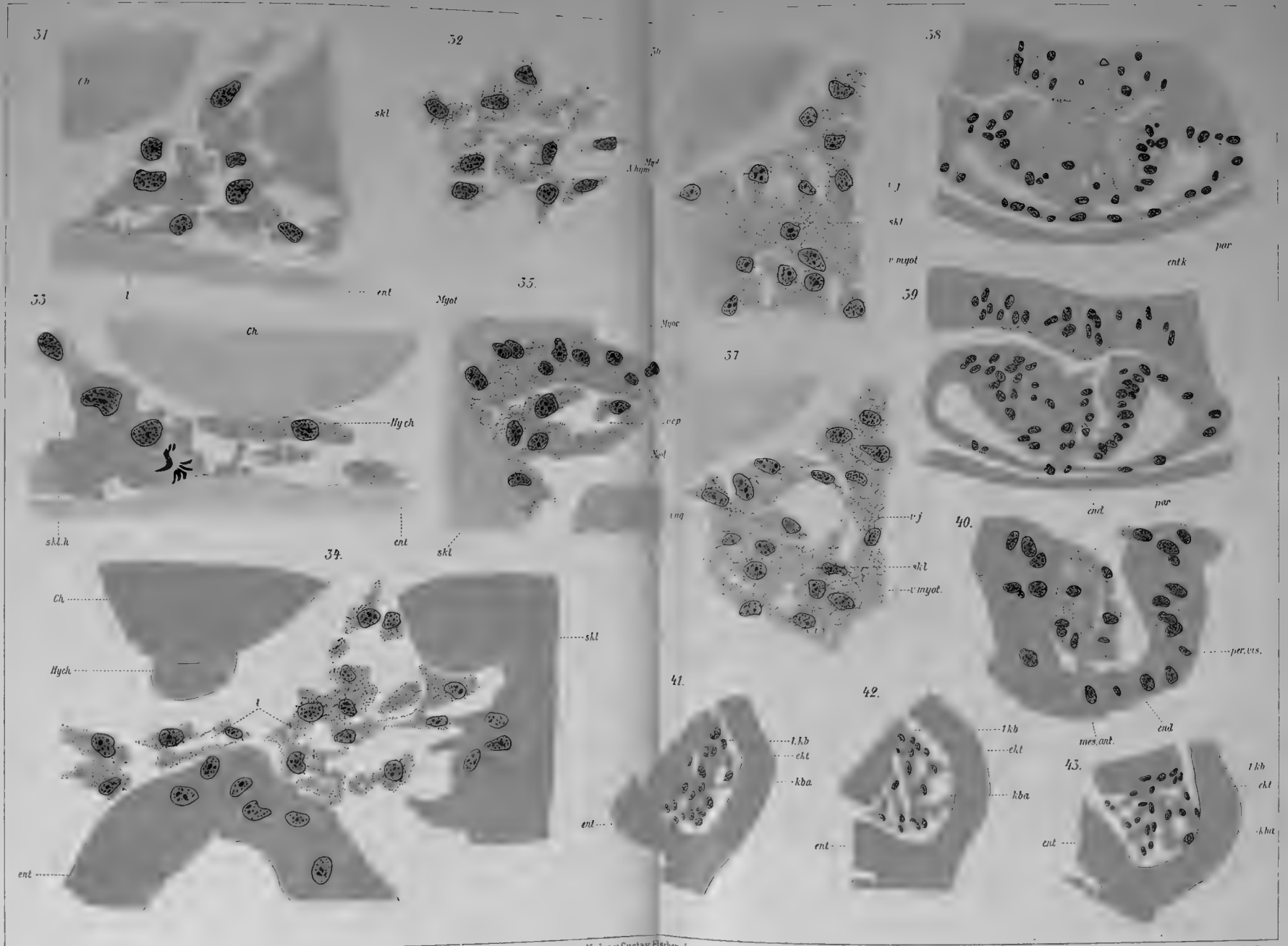
27

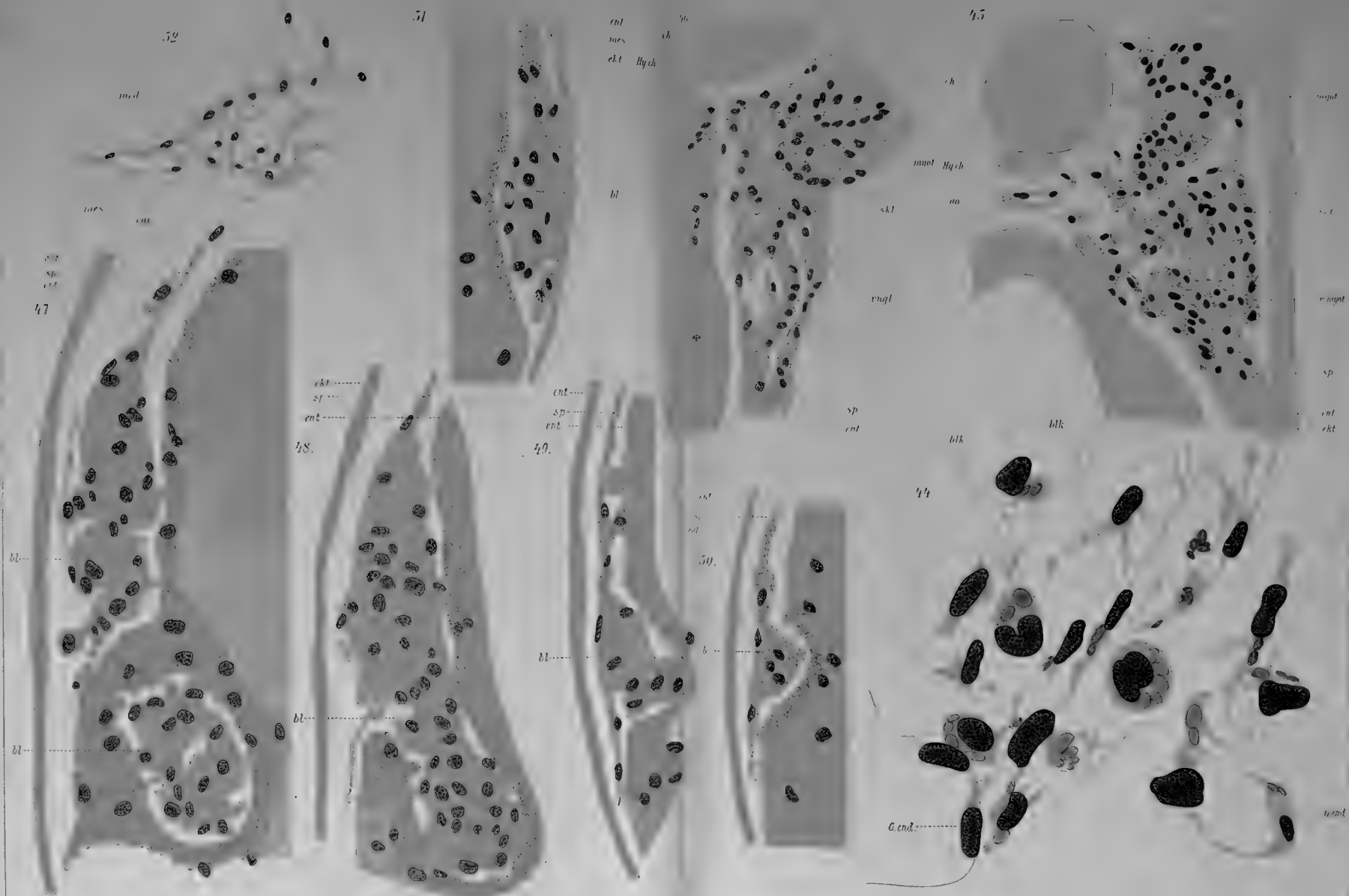


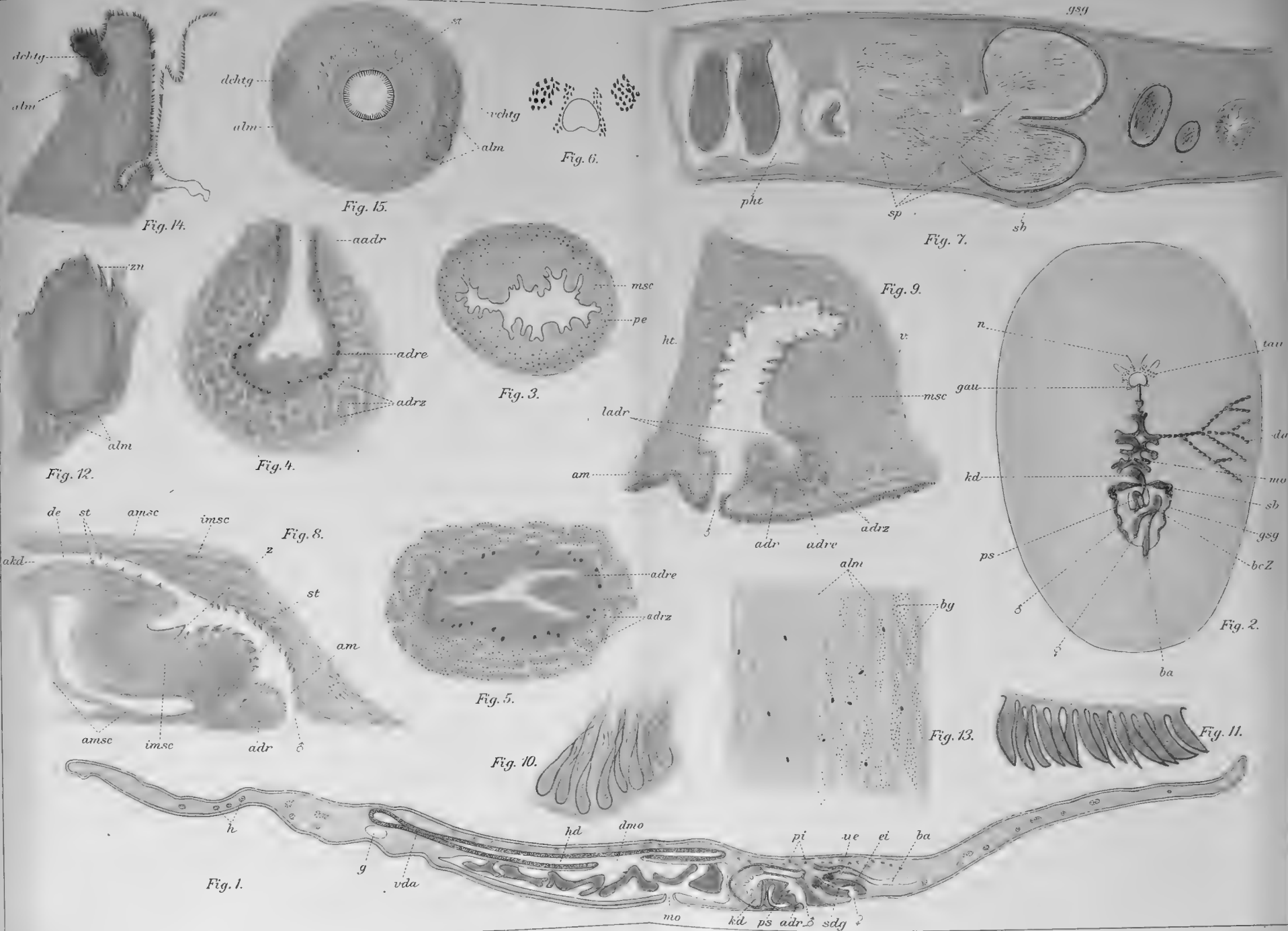
29

30









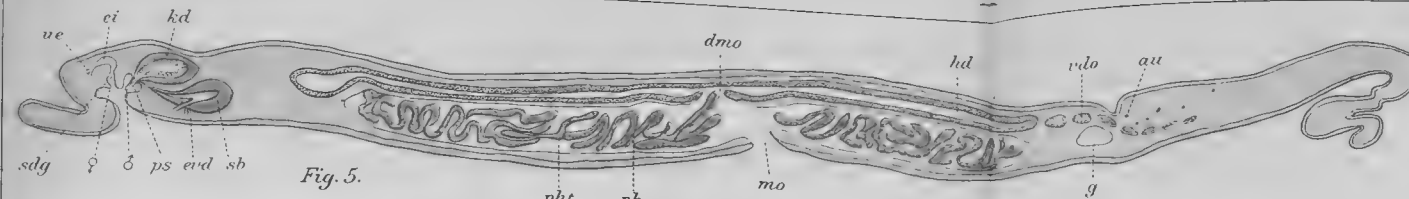


Fig. 5.

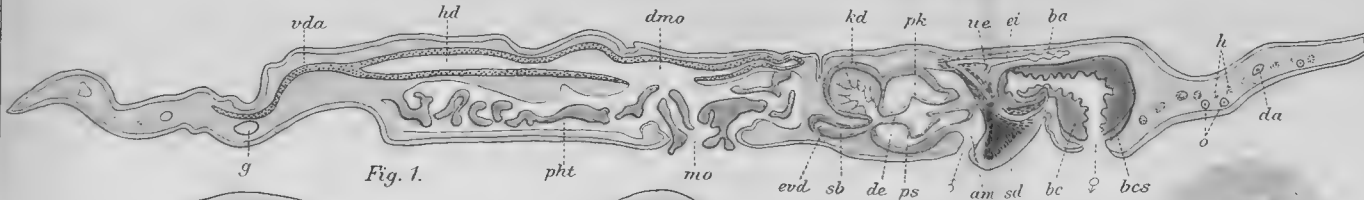


Fig. 1.

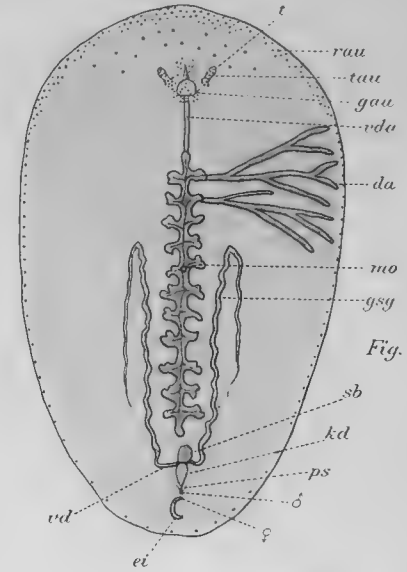


Fig. 6.

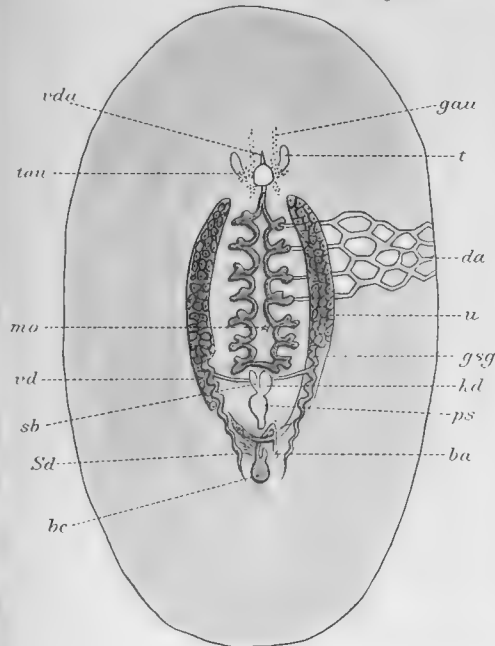


Fig. 2.

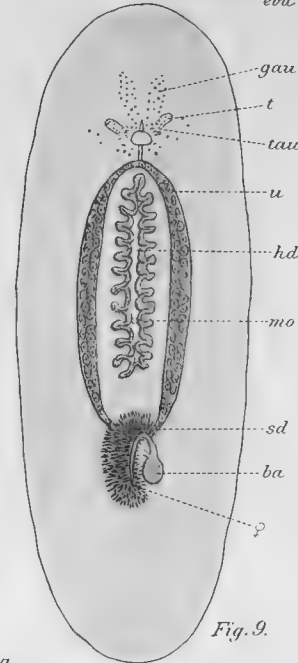


Fig. 9.

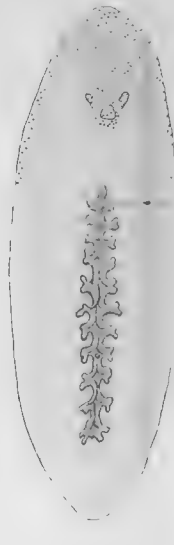


Fig. 4.

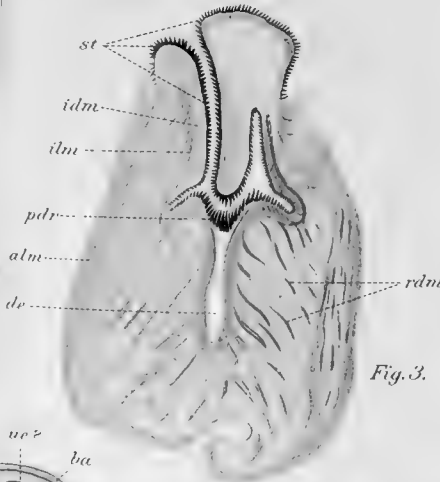


Fig. 3.

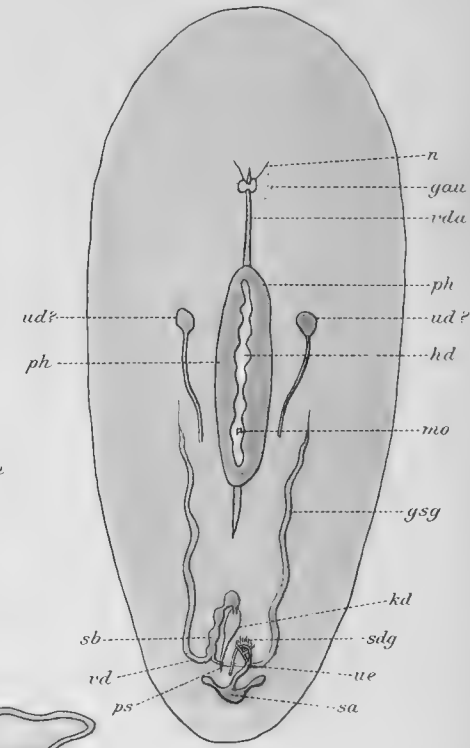


Fig. 10.



Fig. 11.

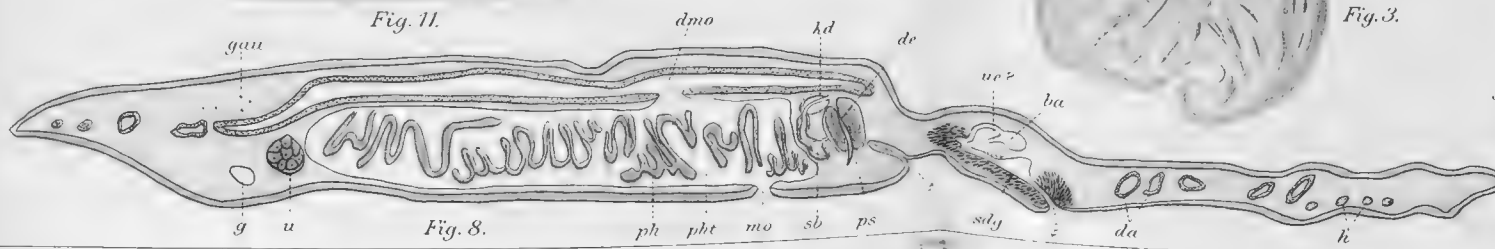
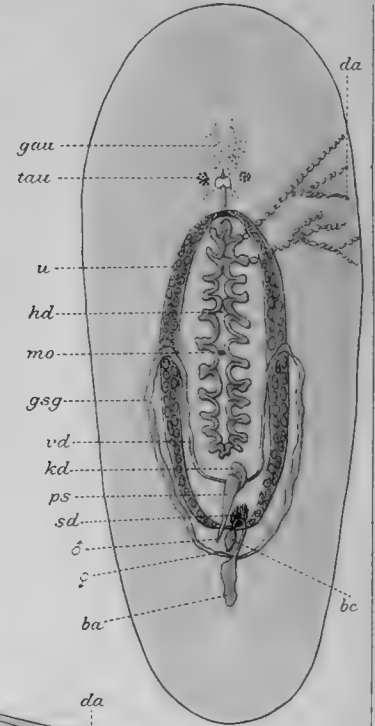
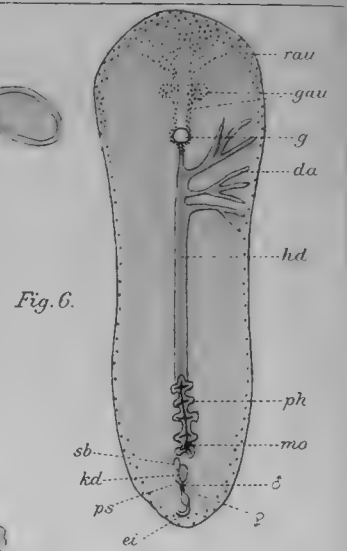
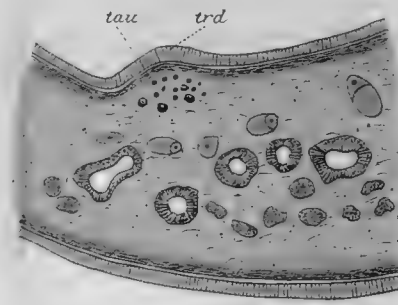
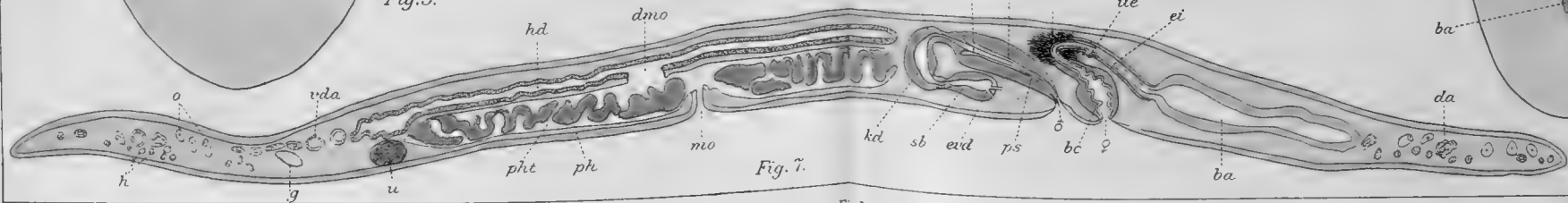
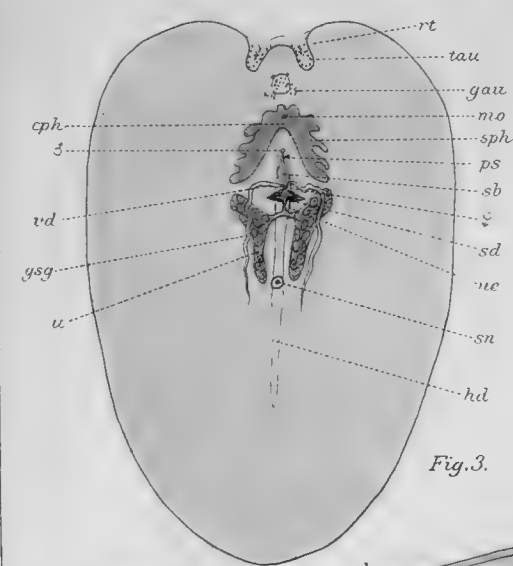
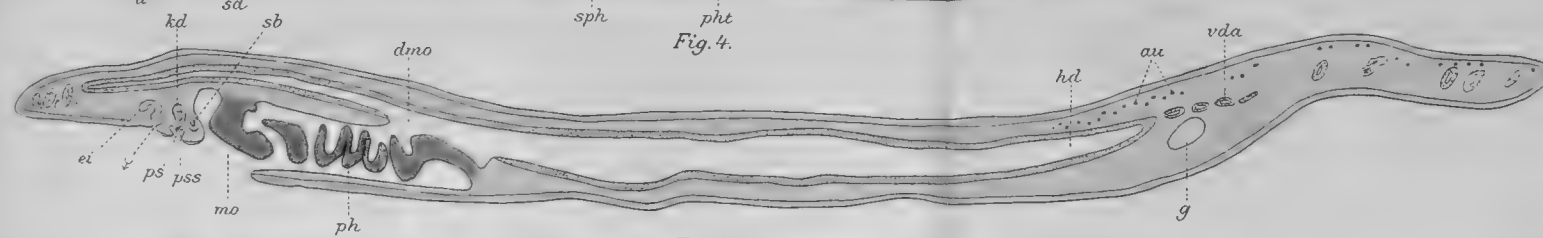
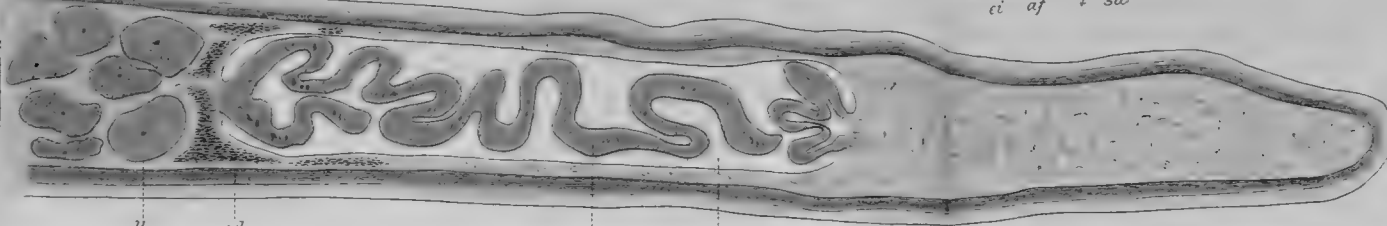
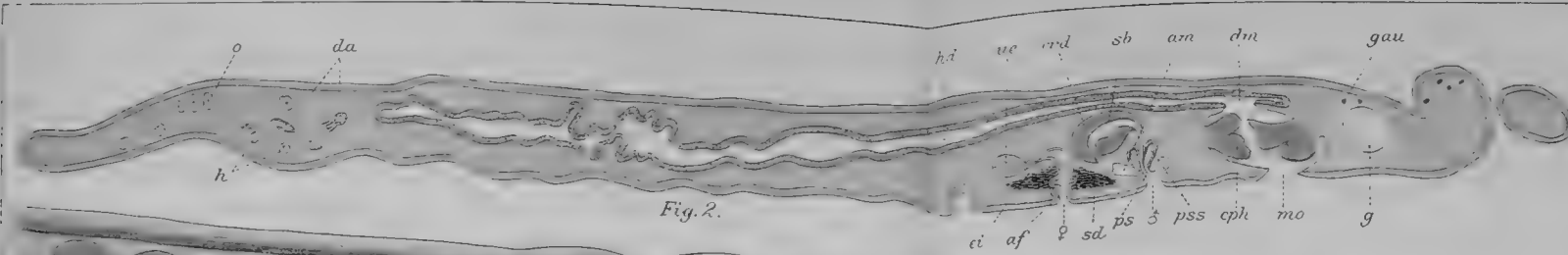


Fig. 8.





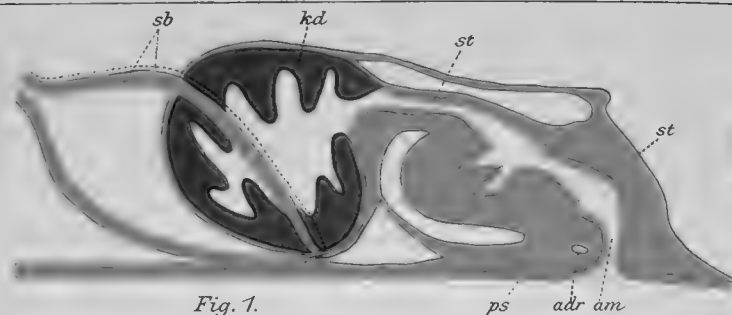


Fig. 1.

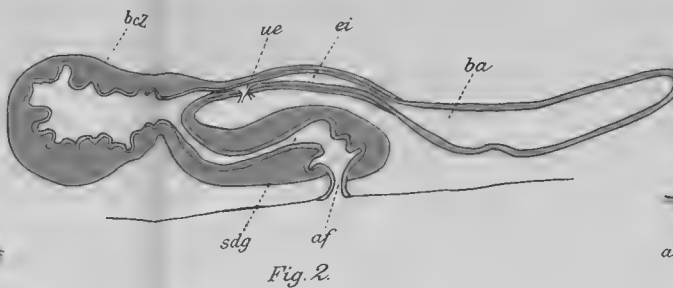


Fig. 2.

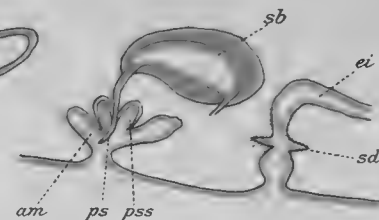


Fig. 5.

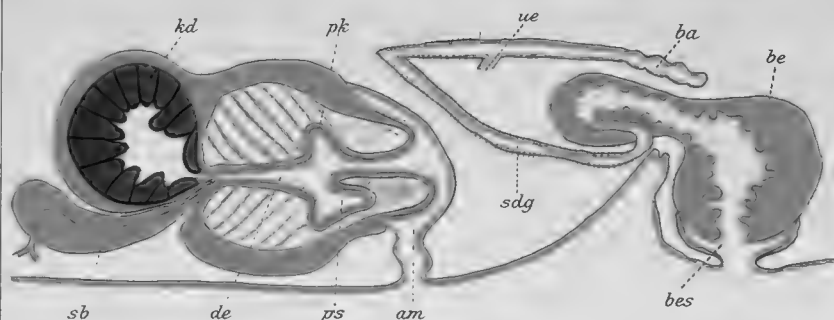


Fig. 3.

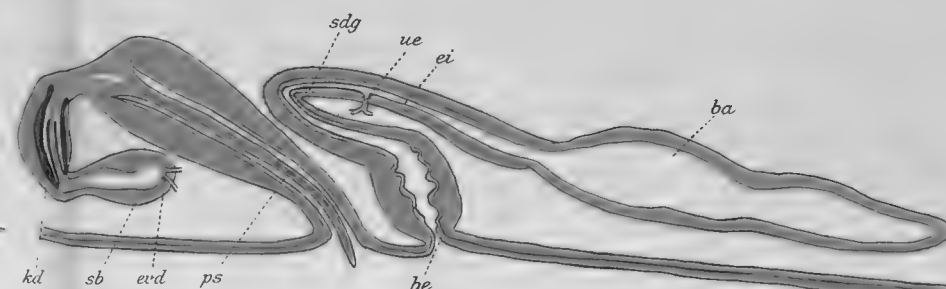


Fig. 6.

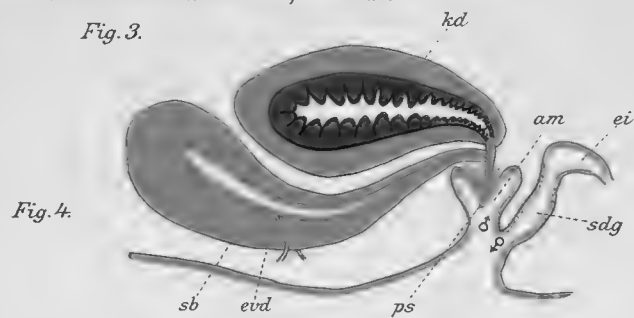


Fig. 4.

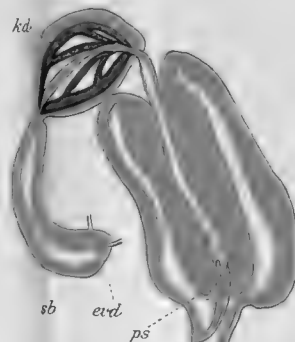


Fig. 8.

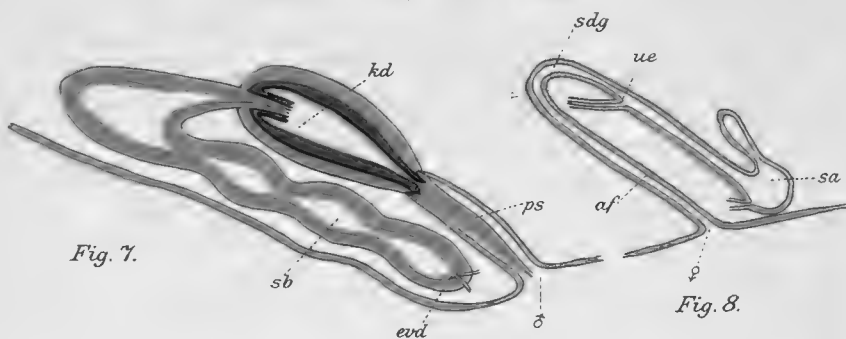


Fig. 7.

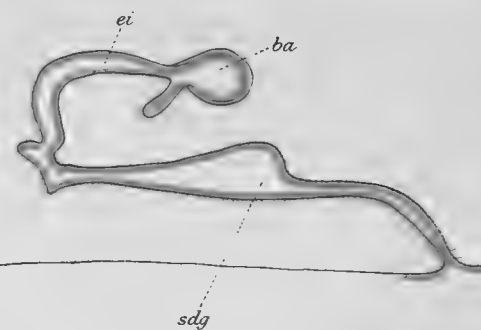
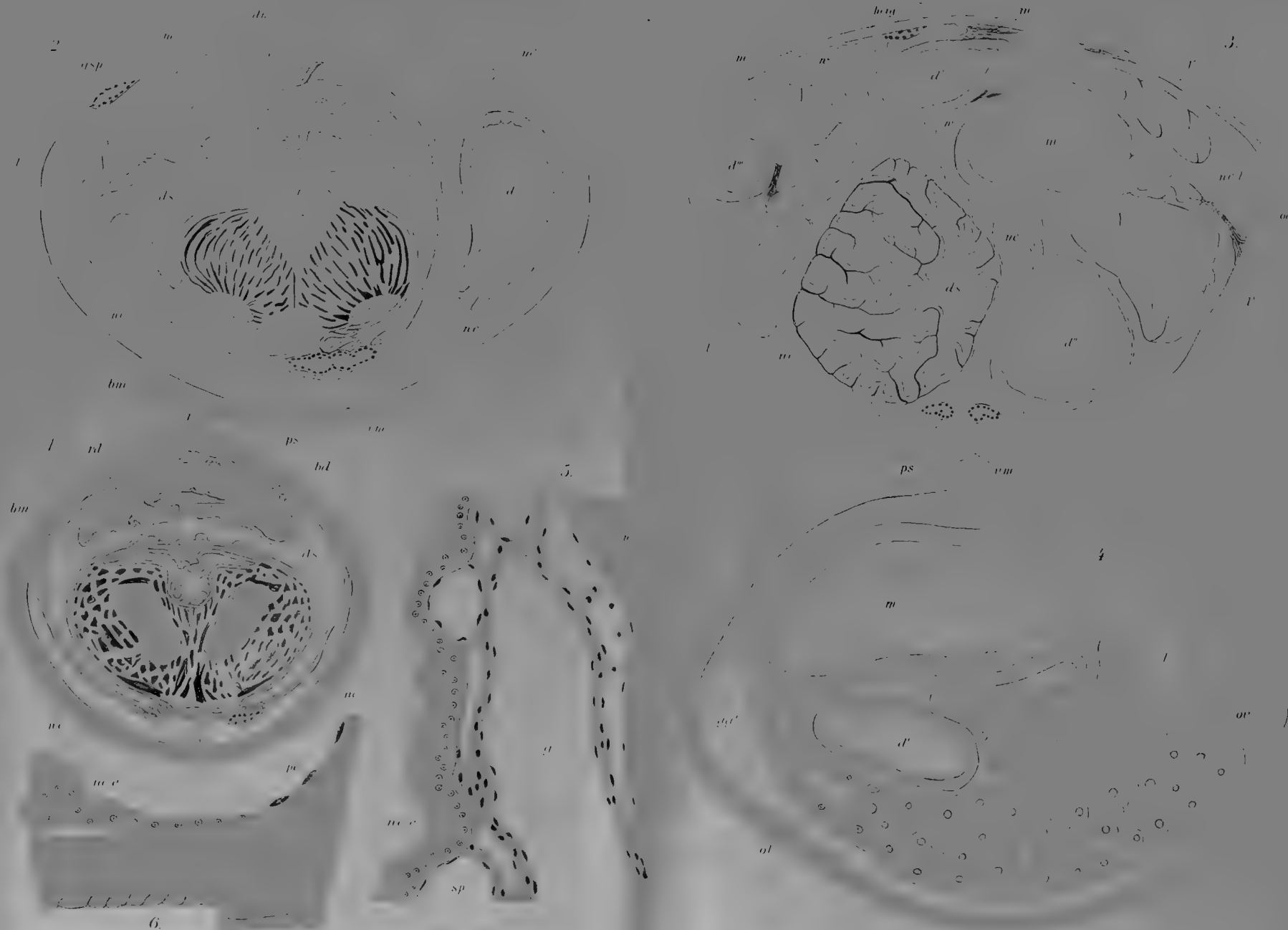


Fig. 9.



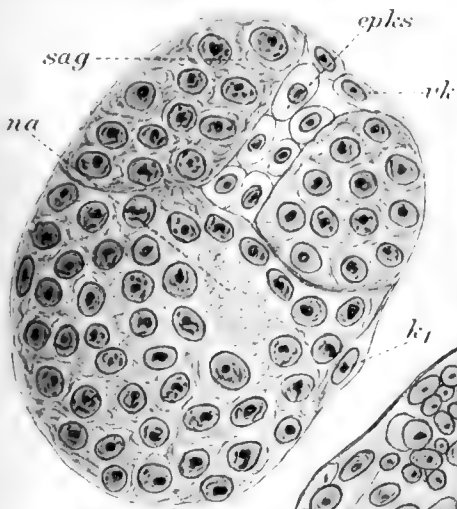


Fig. 2.

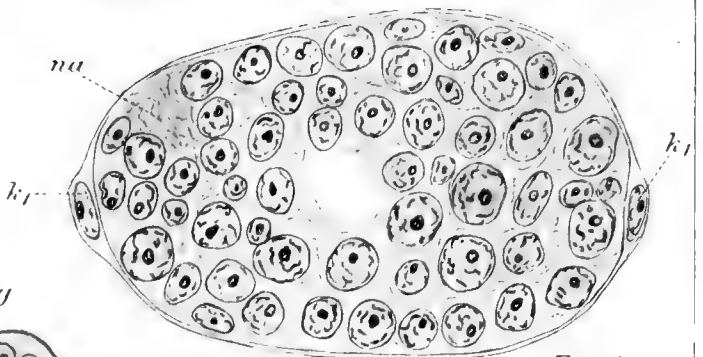


Fig. 1.



Fig. 3.

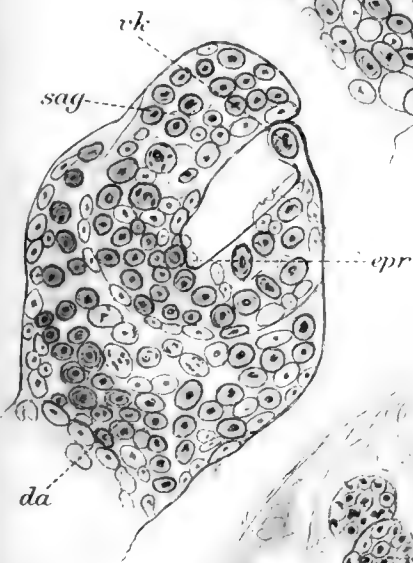


Fig. 4.

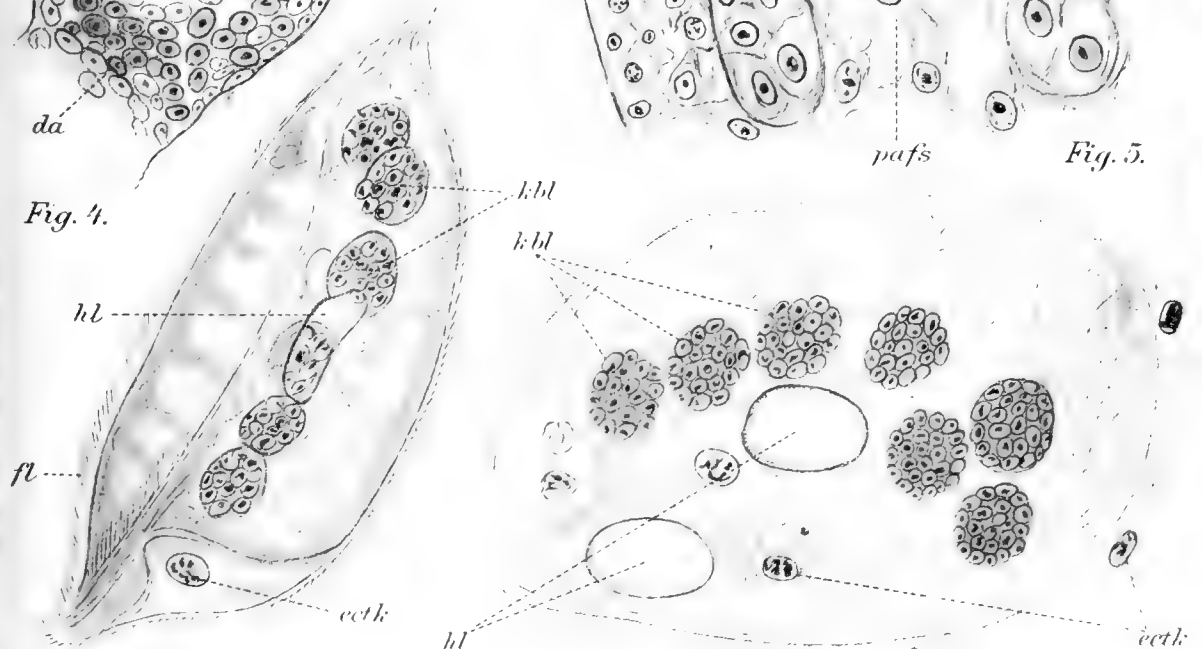


Fig. 5.

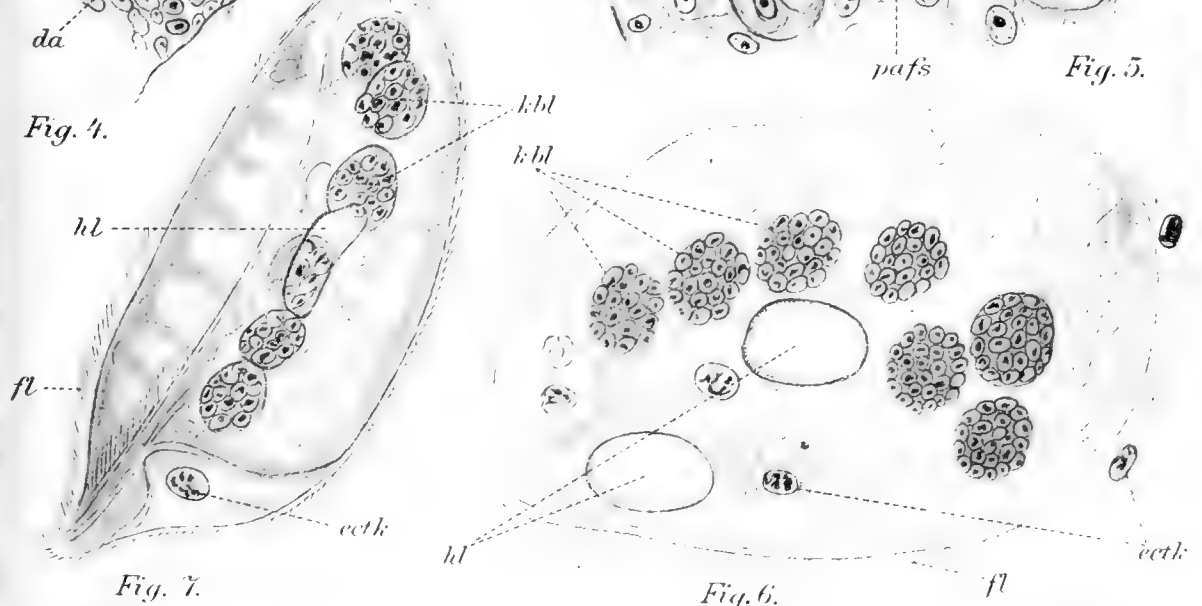
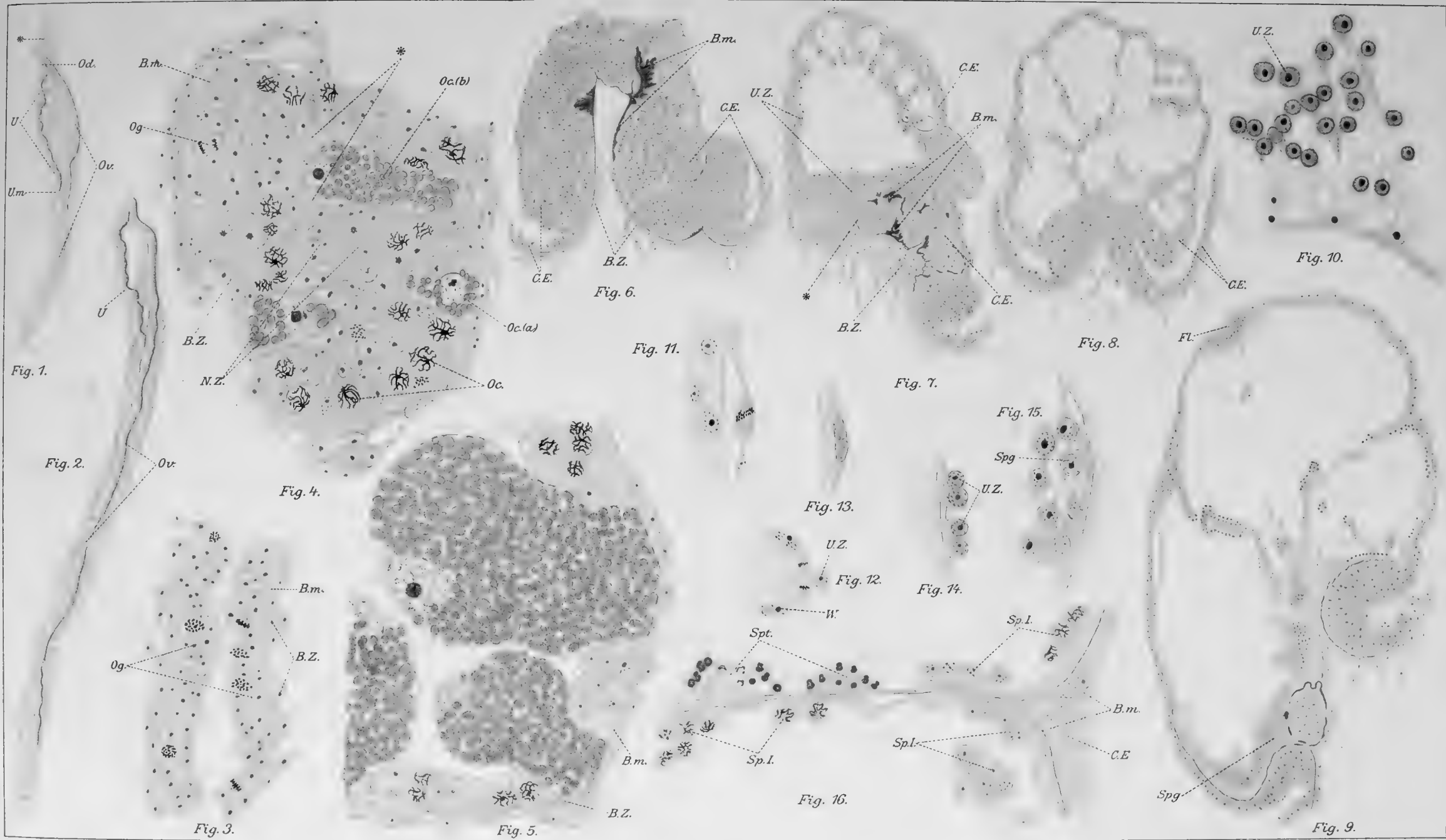


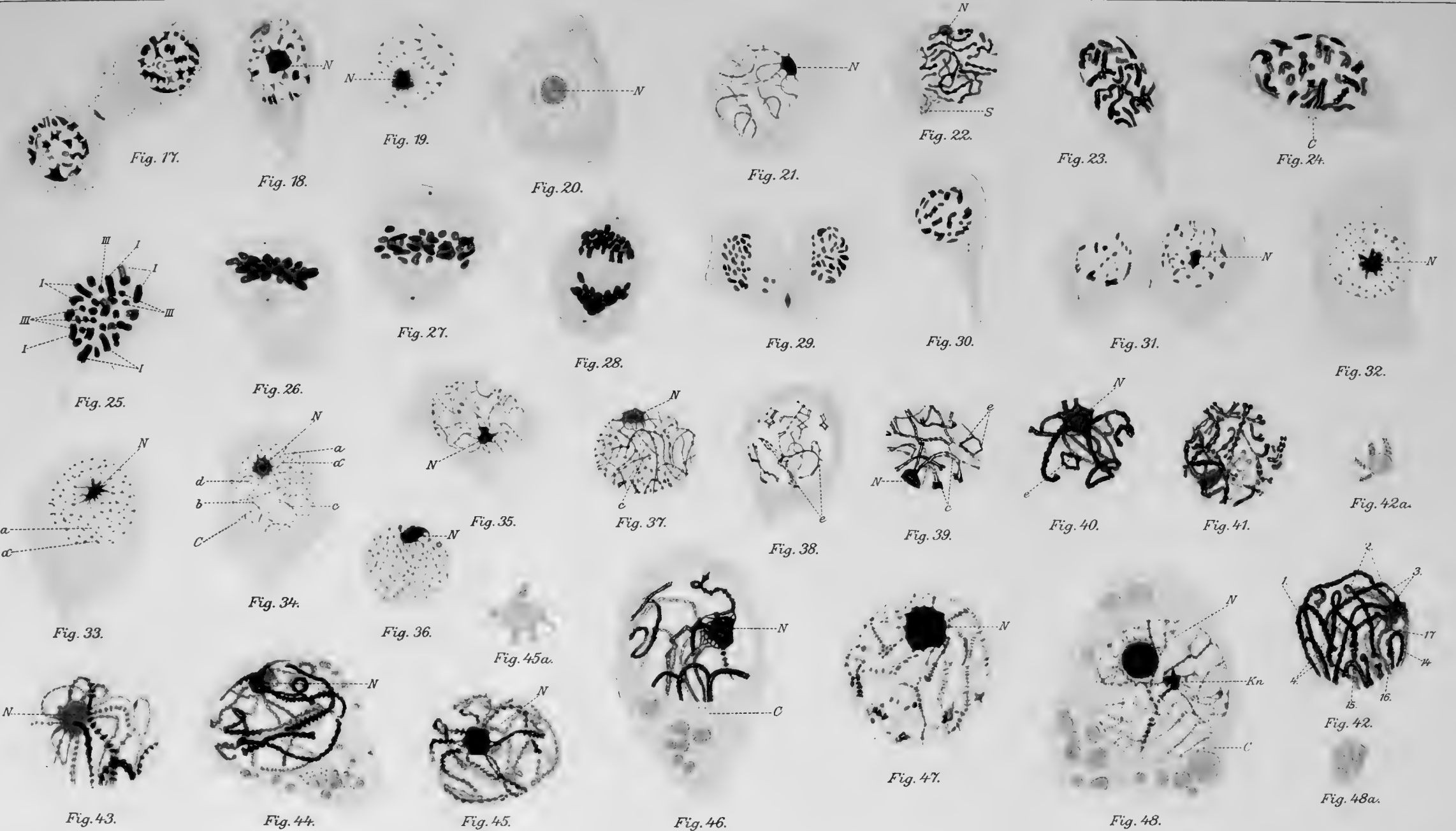
Fig. 6.

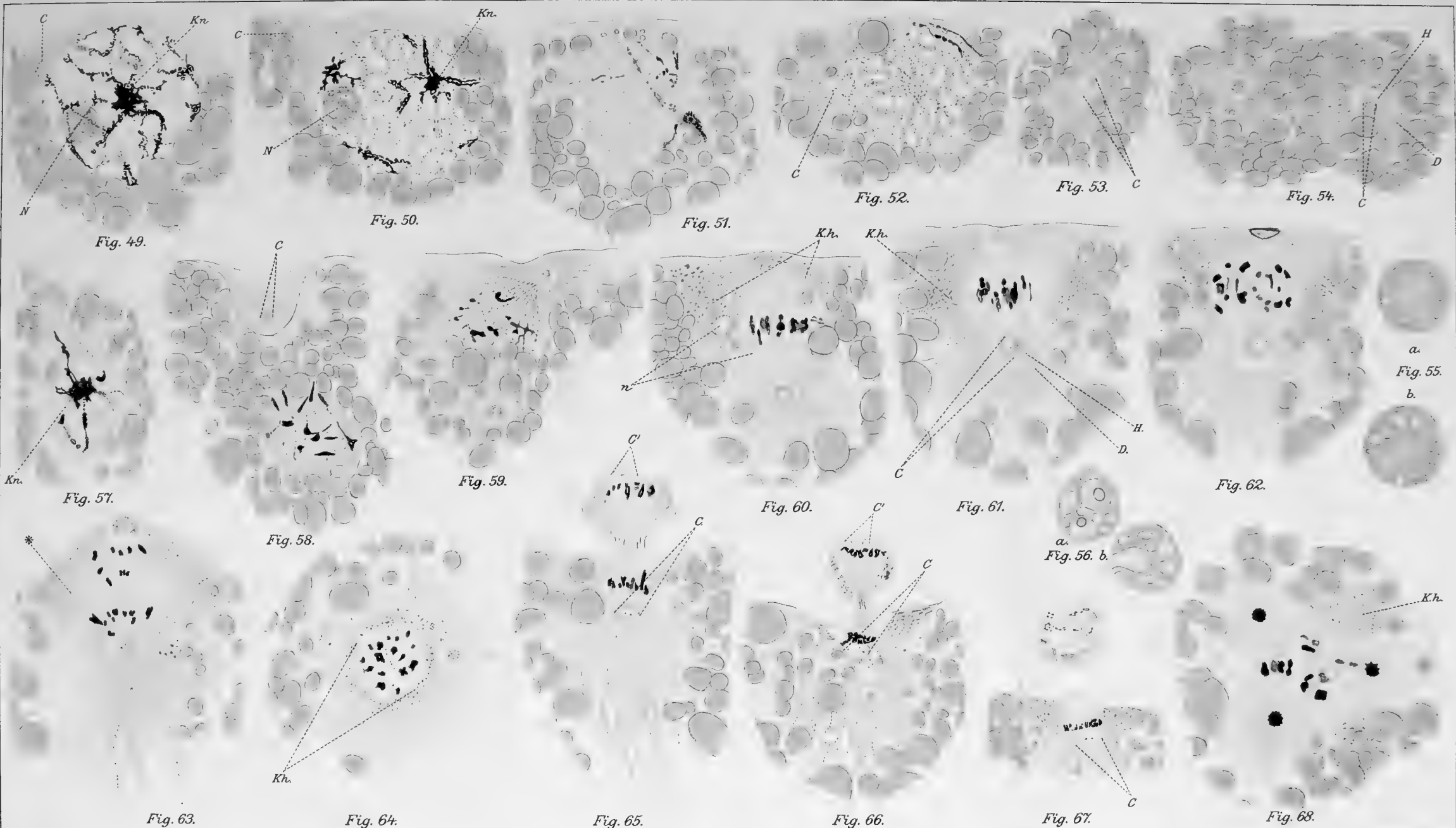
Fig. 7.



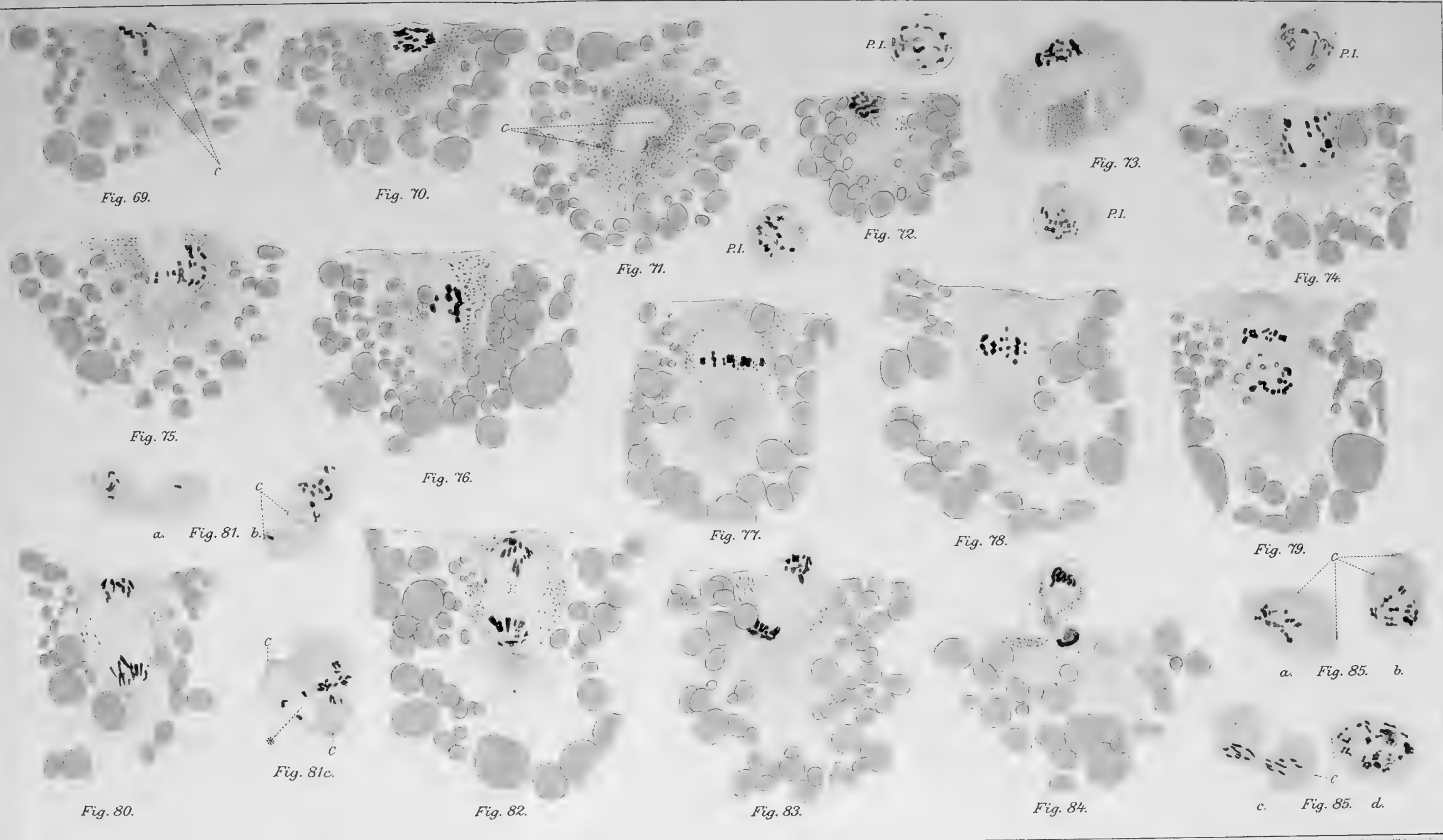




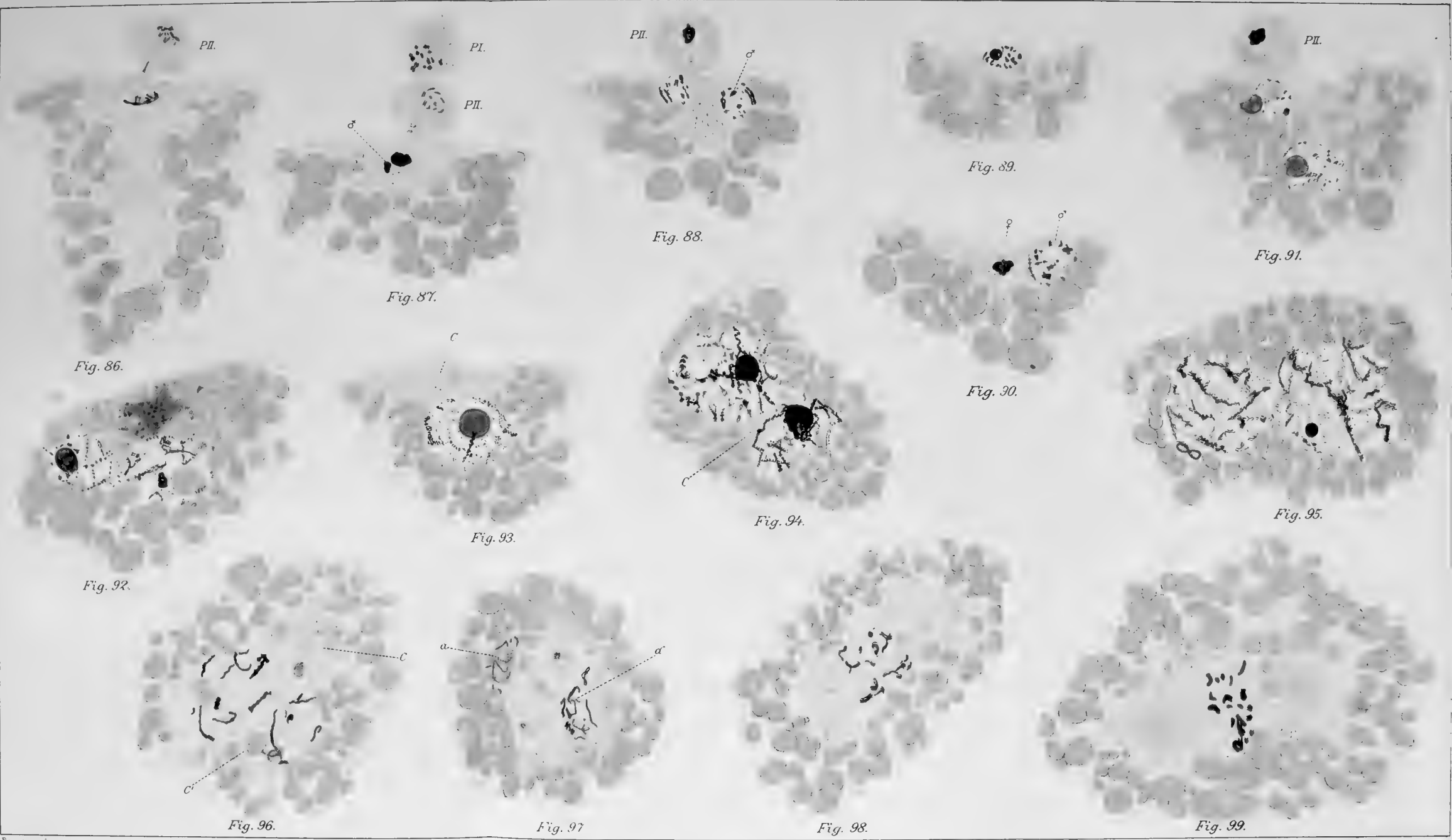














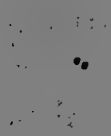


Fig. 100



Fig. 101



Fig. 101a



Fig. 105a



Fig. 106a



Fig. 107a



Fig. 102



Fig. 104b



Fig. 105b



Fig. 106b

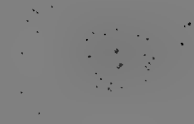


Fig. 107b



Fig. 103



Fig. 108



Fig. 109

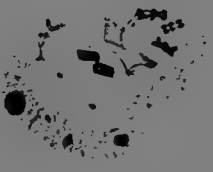


Fig. 110

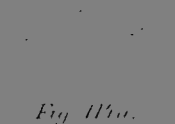


Fig. 111a



Fig. 115a



Fig. 116a

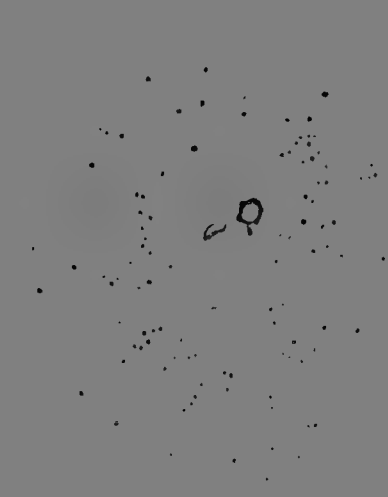


Fig. 111

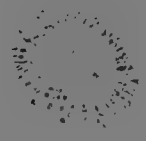


Fig. 112



Fig. 113



Fig. 114b



Fig. 115b



Fig. 116b

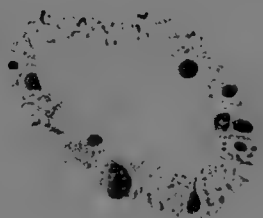


Fig. 113

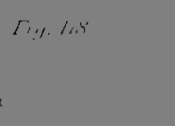


Fig. 118

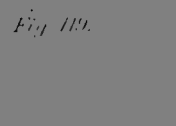


Fig. 119

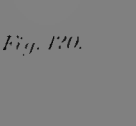


Fig. 120





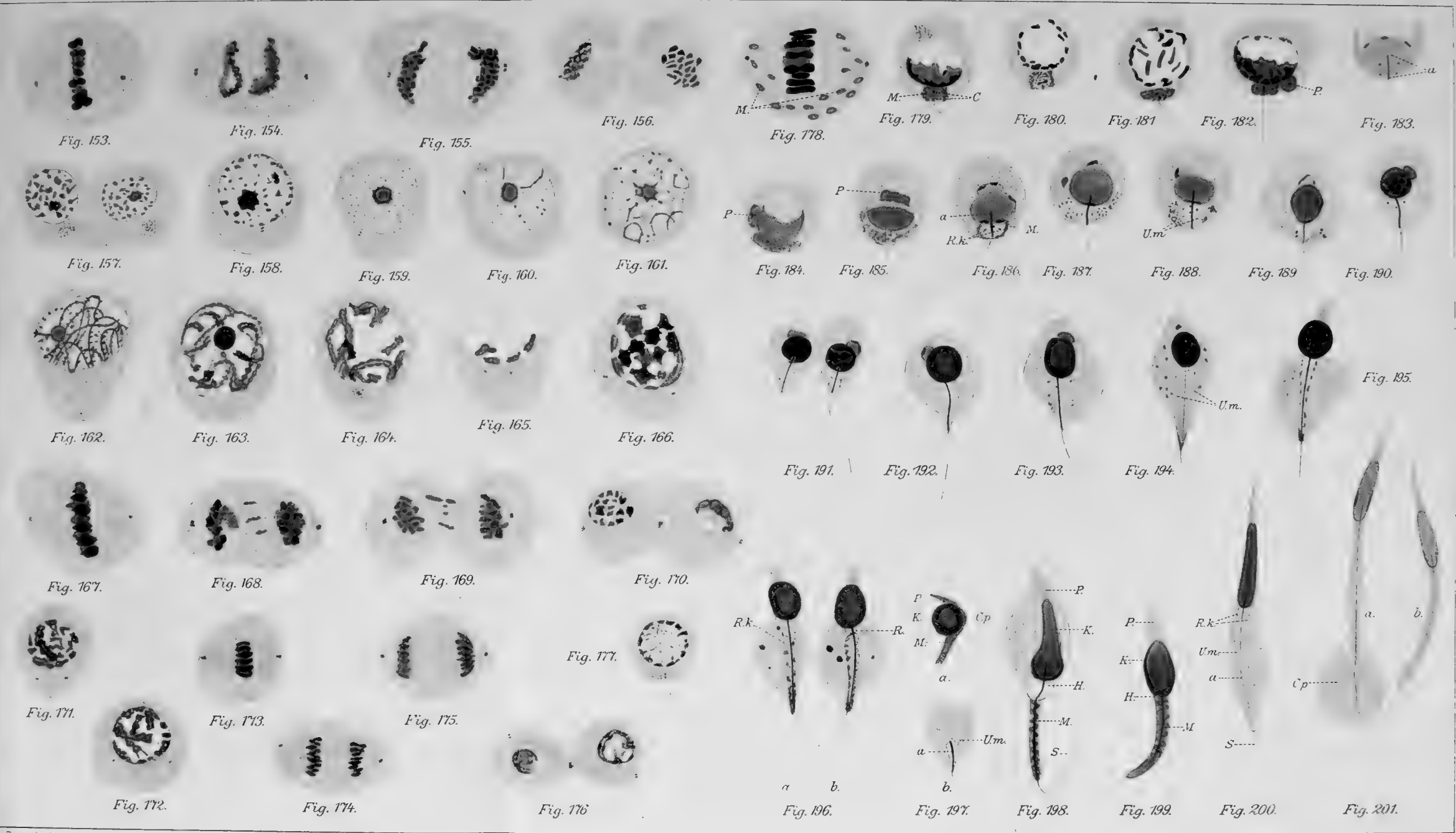






Fig. 1.

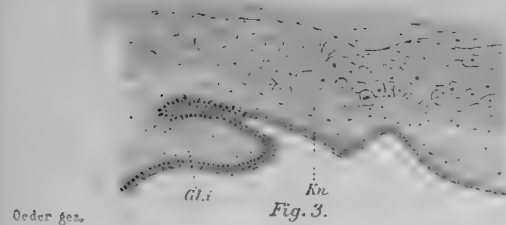


Fig. 3.

Oeder gez.

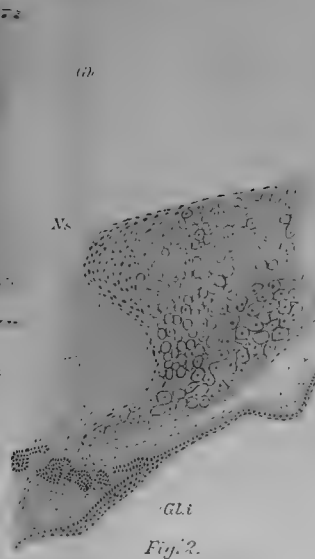


Fig. 2.



Fig. 4.

Verlag v. Gustav Fischer, Jen.

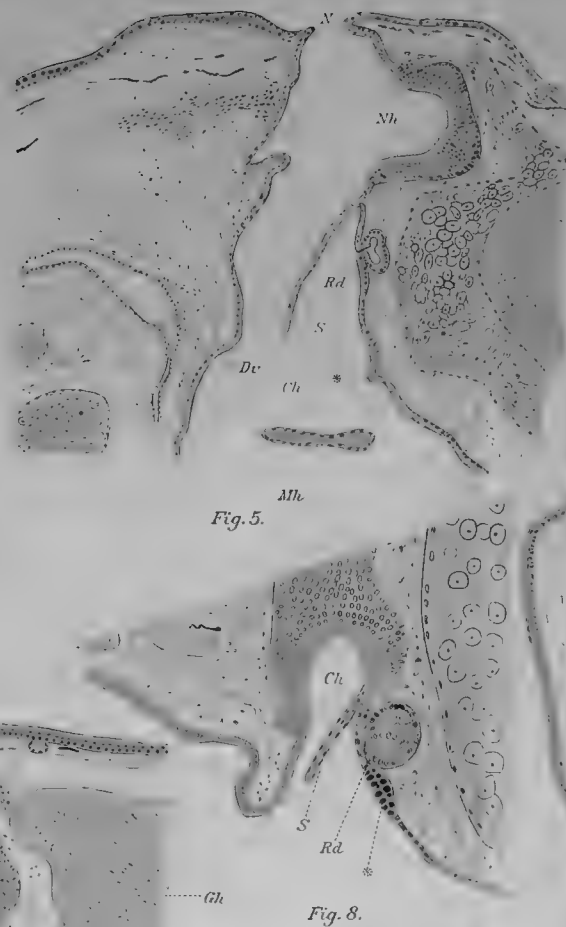


Fig. 5.

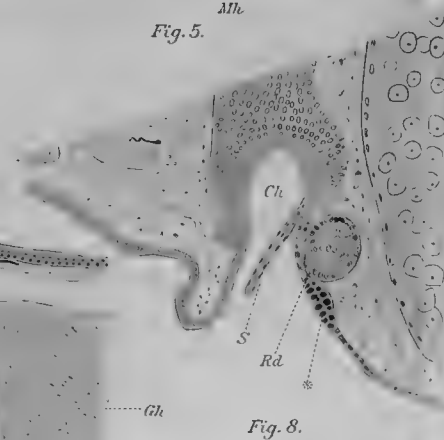


Fig. 8.



Fig. 9.

Lith. Anst. v. K. Wessner, Jena.

Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 13.

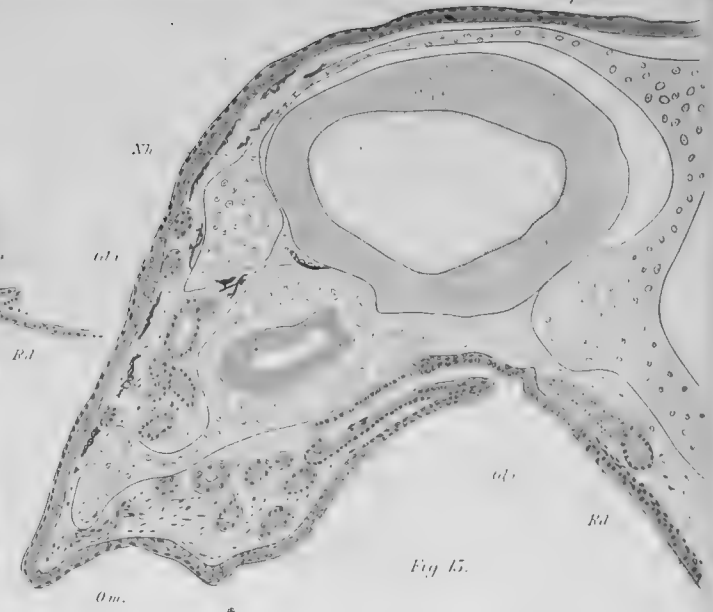


Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.

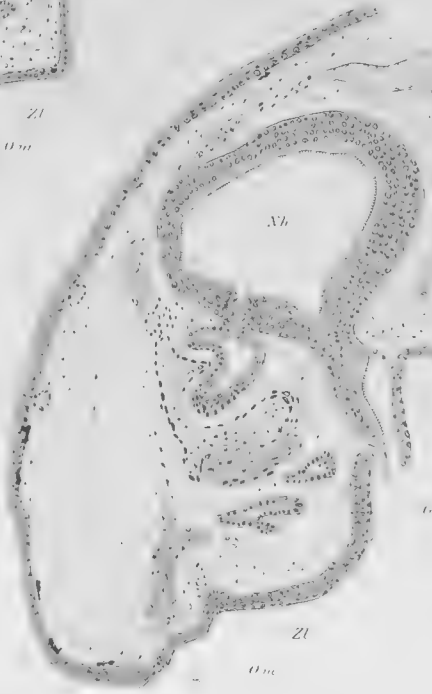


Fig. 17.

Dr. v. Gustav Fischer, Jen.



Fig. 18.

Zahnleiste

Lith. Anst. K. W. Jen.

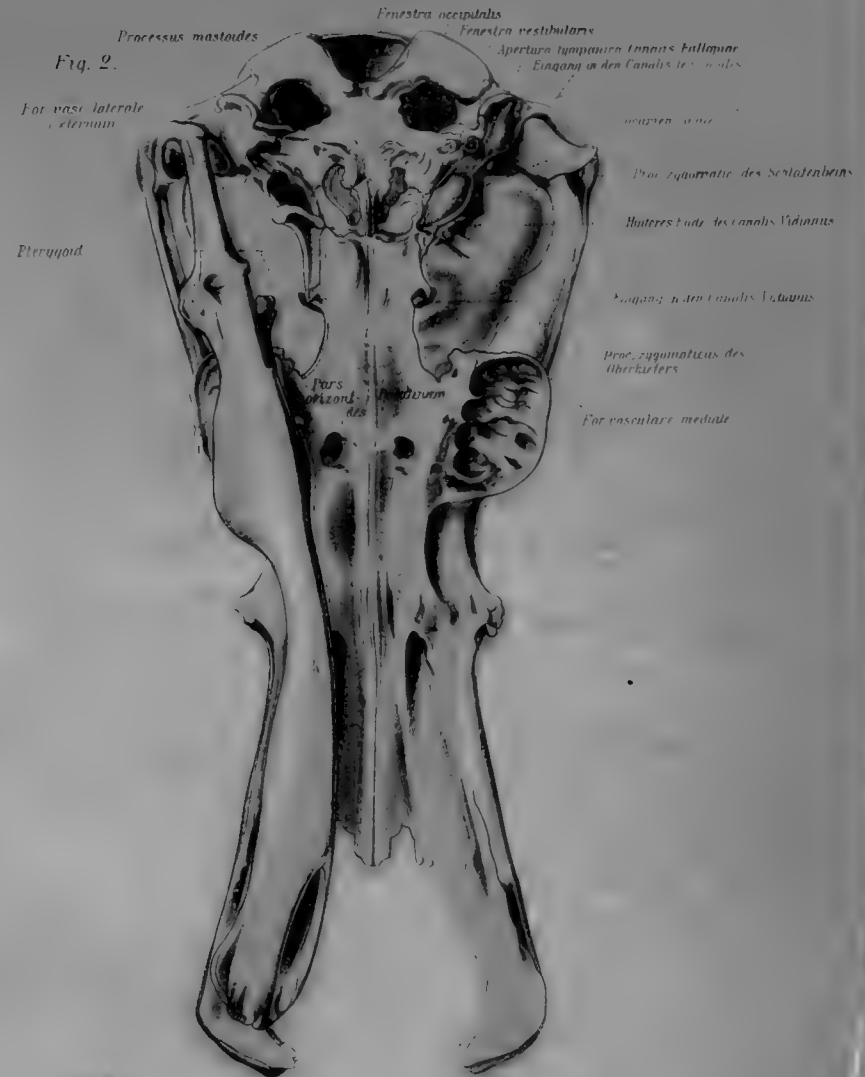
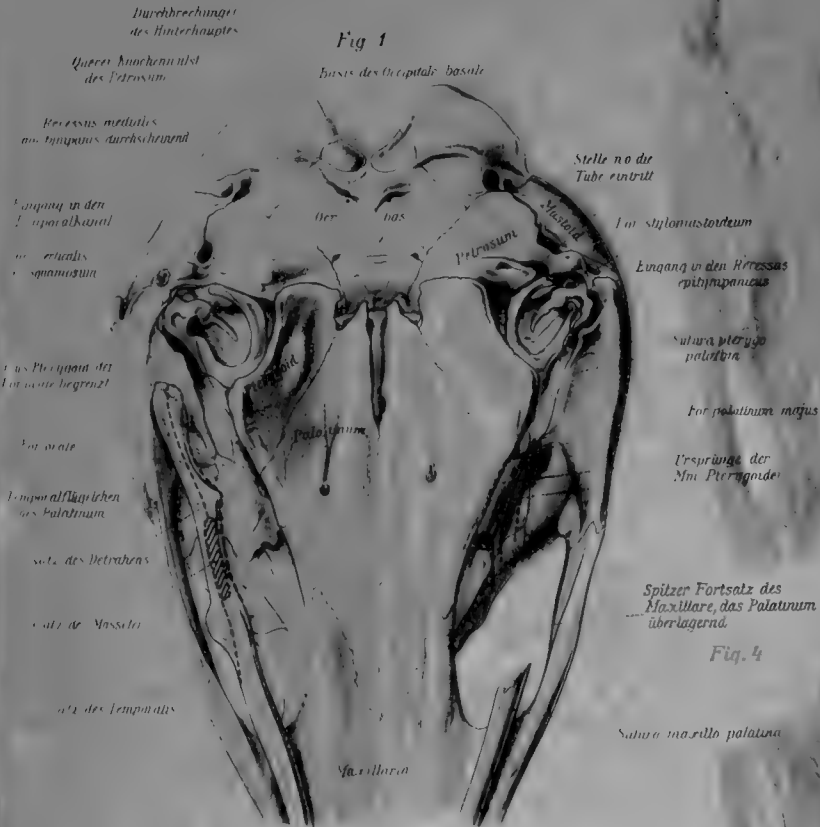




Fig. 3.

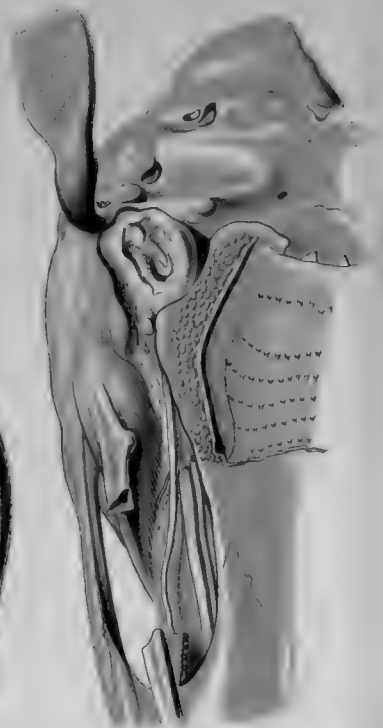


Fig. 1.



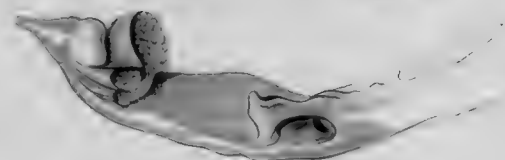
Fig. 4.



Fig. 2.



Fig. 5.



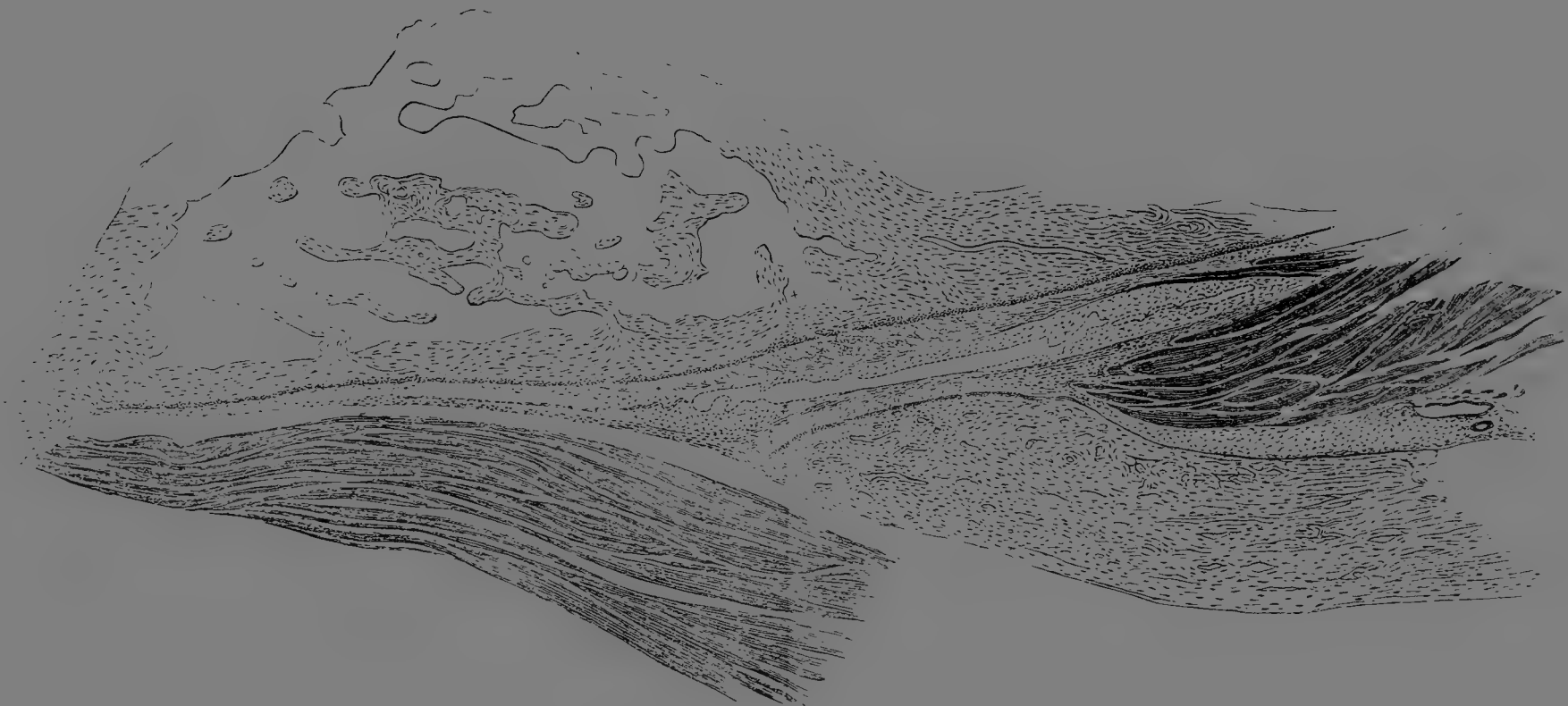


Fig. 6

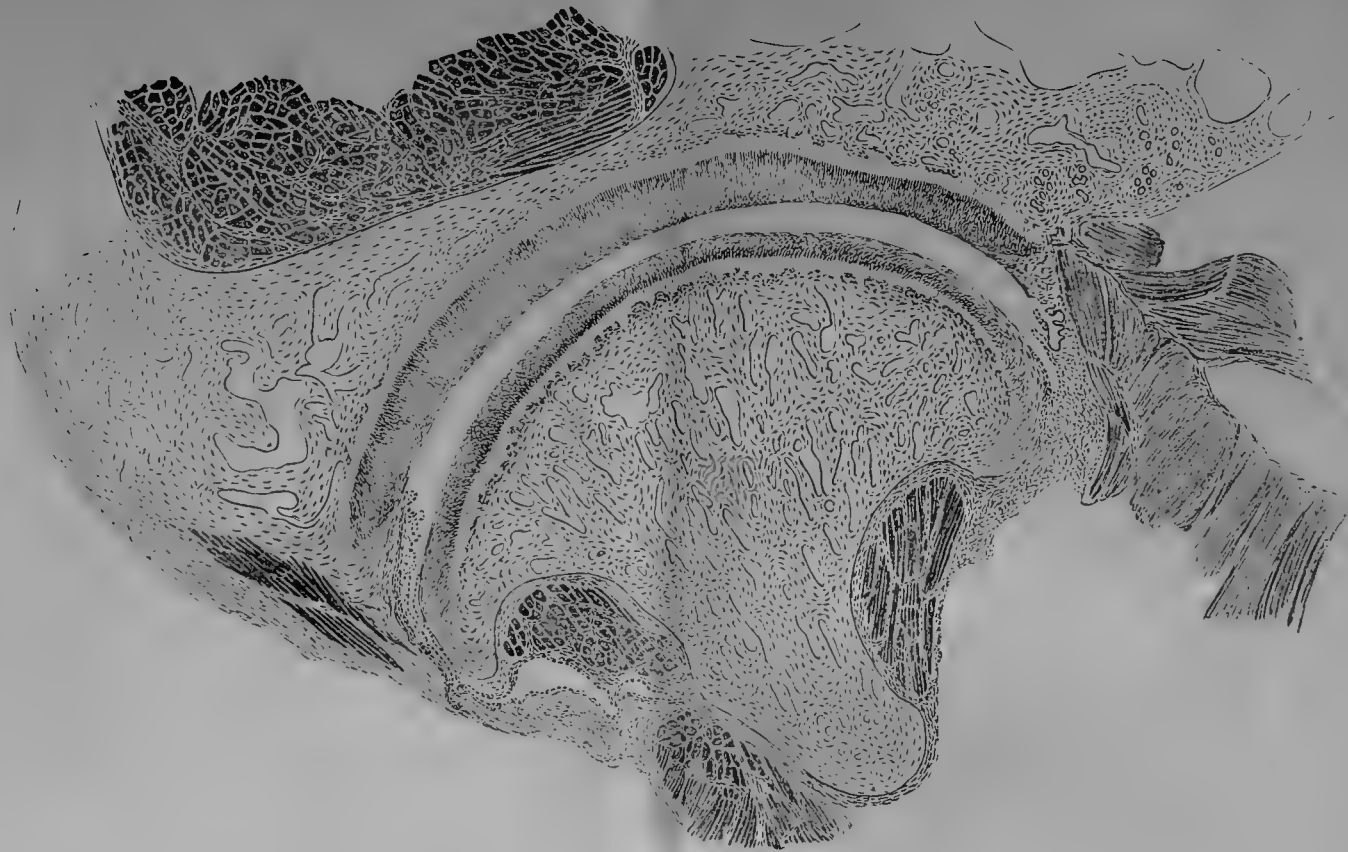


Fig. 8.

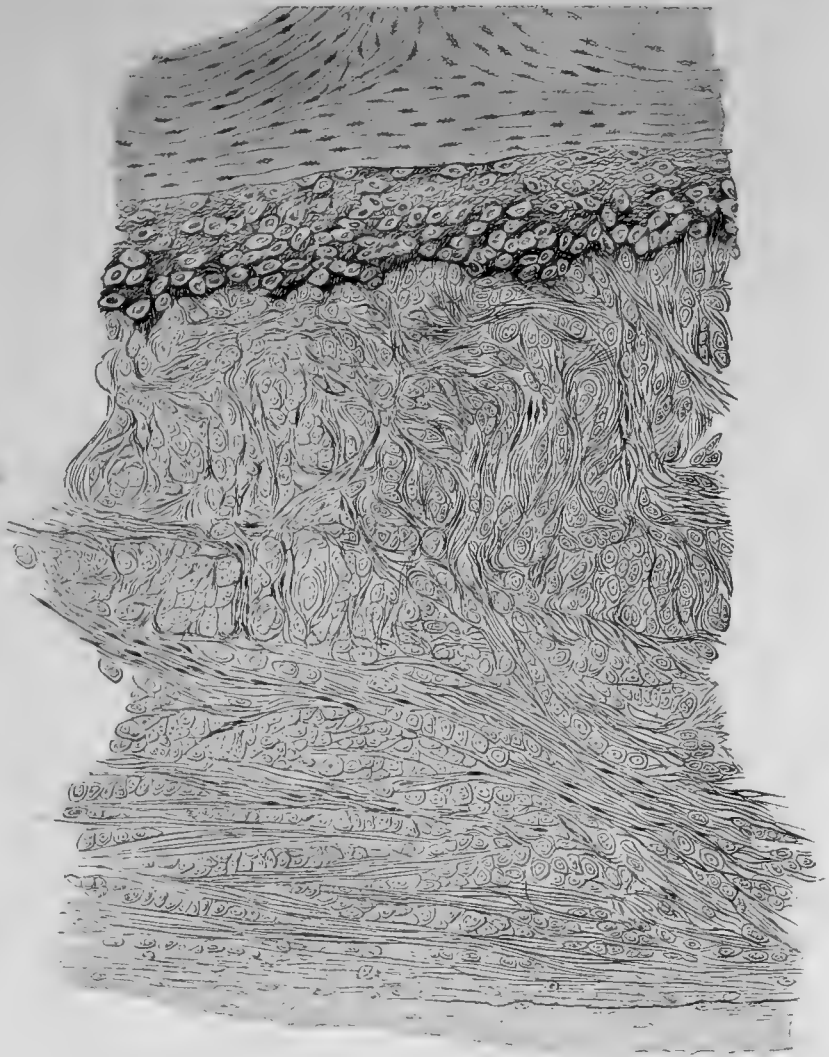


Fig. 7

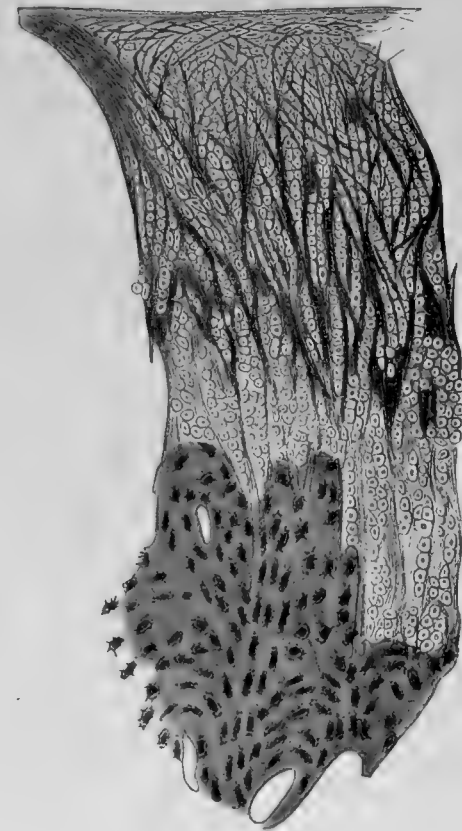


Fig. 9

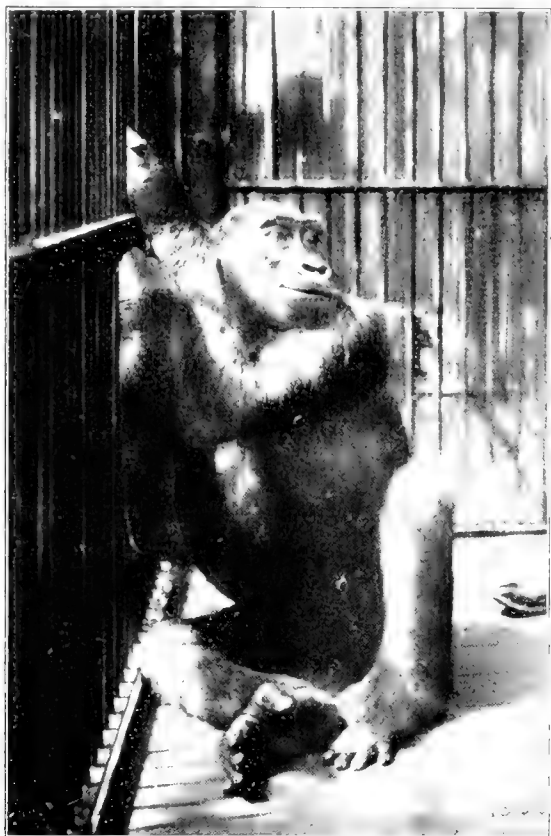


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

Gorilla castaneiceps SLACK — im Zoologischen Garten zu Breslau.



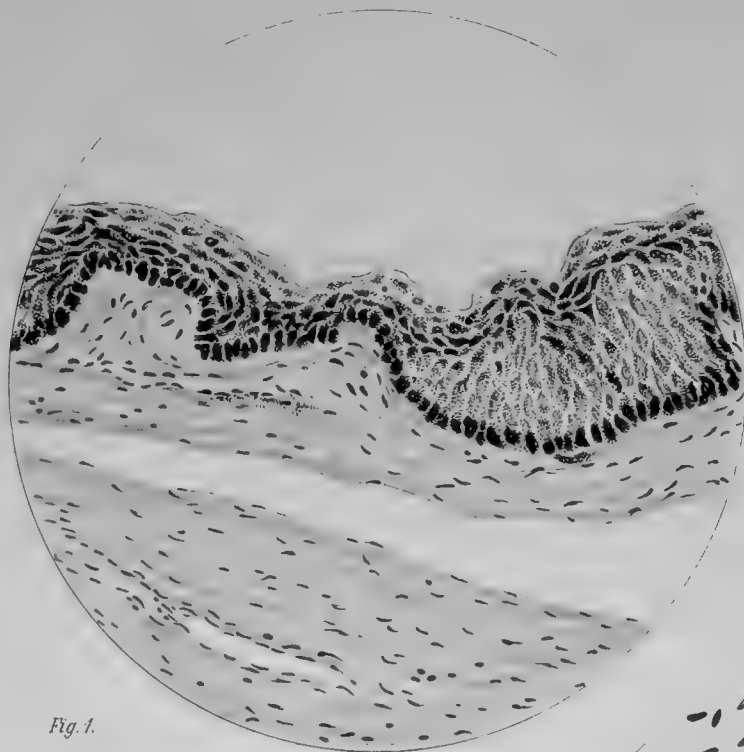


Fig. 1.

Epithel der
Gorillabindehaut.

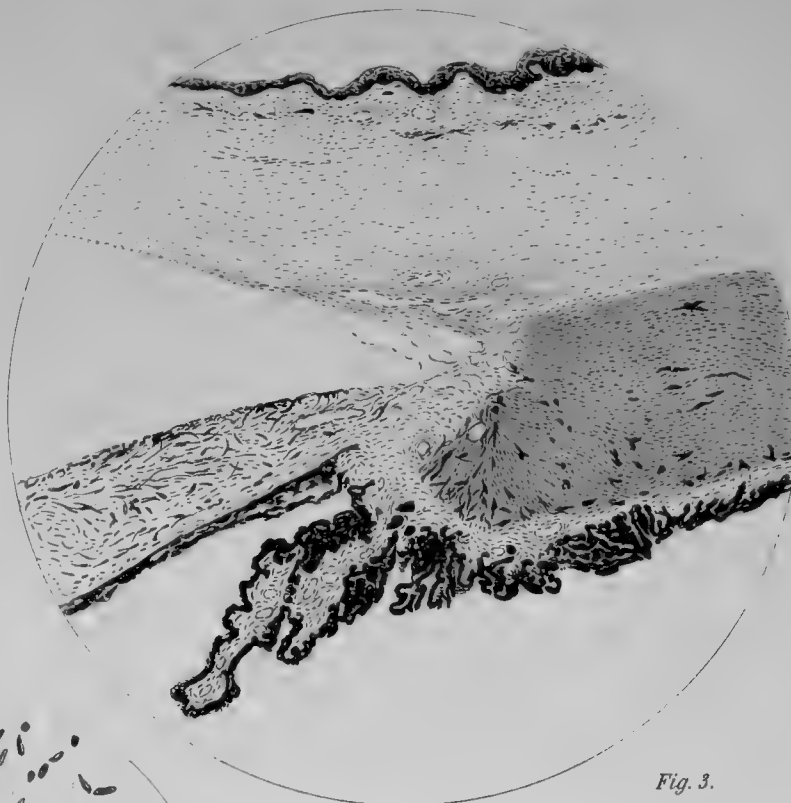


Fig. 3.

Kammerwinkel



Fig. 2

Musculus dilatator pupillae, gedehnt
Praeparat depigmentiert.



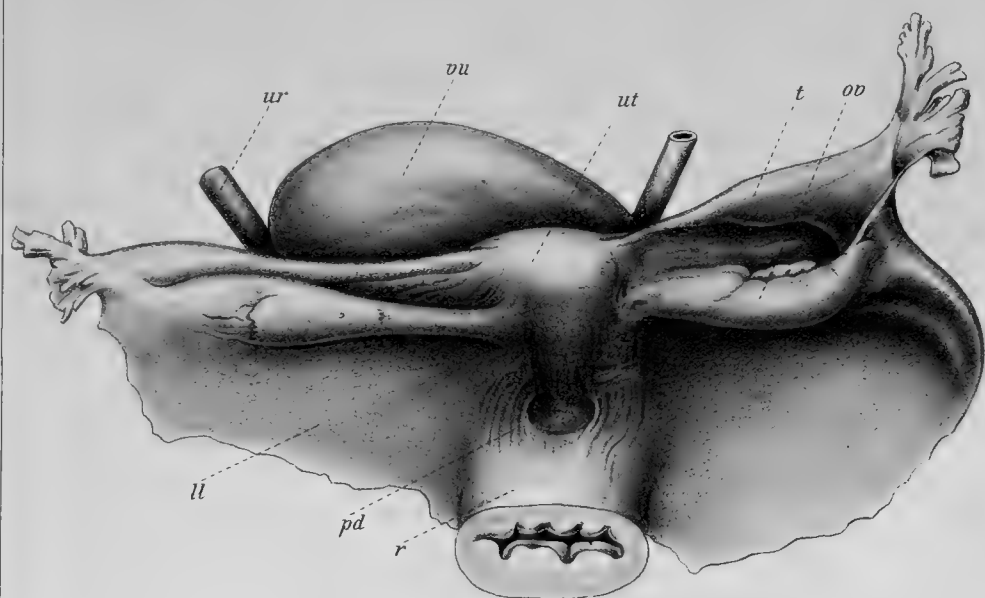


Fig. 1.

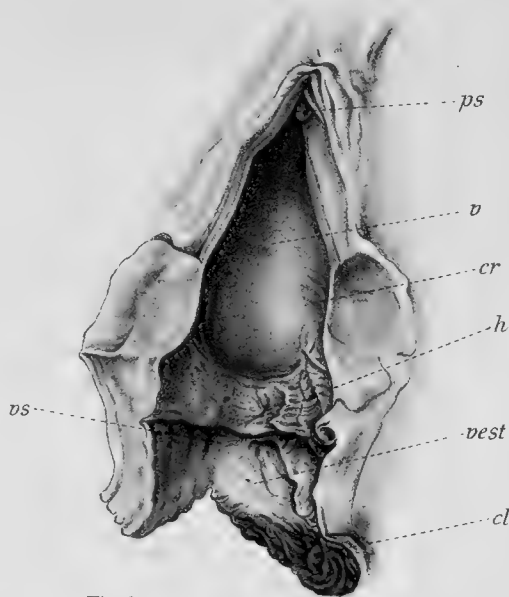
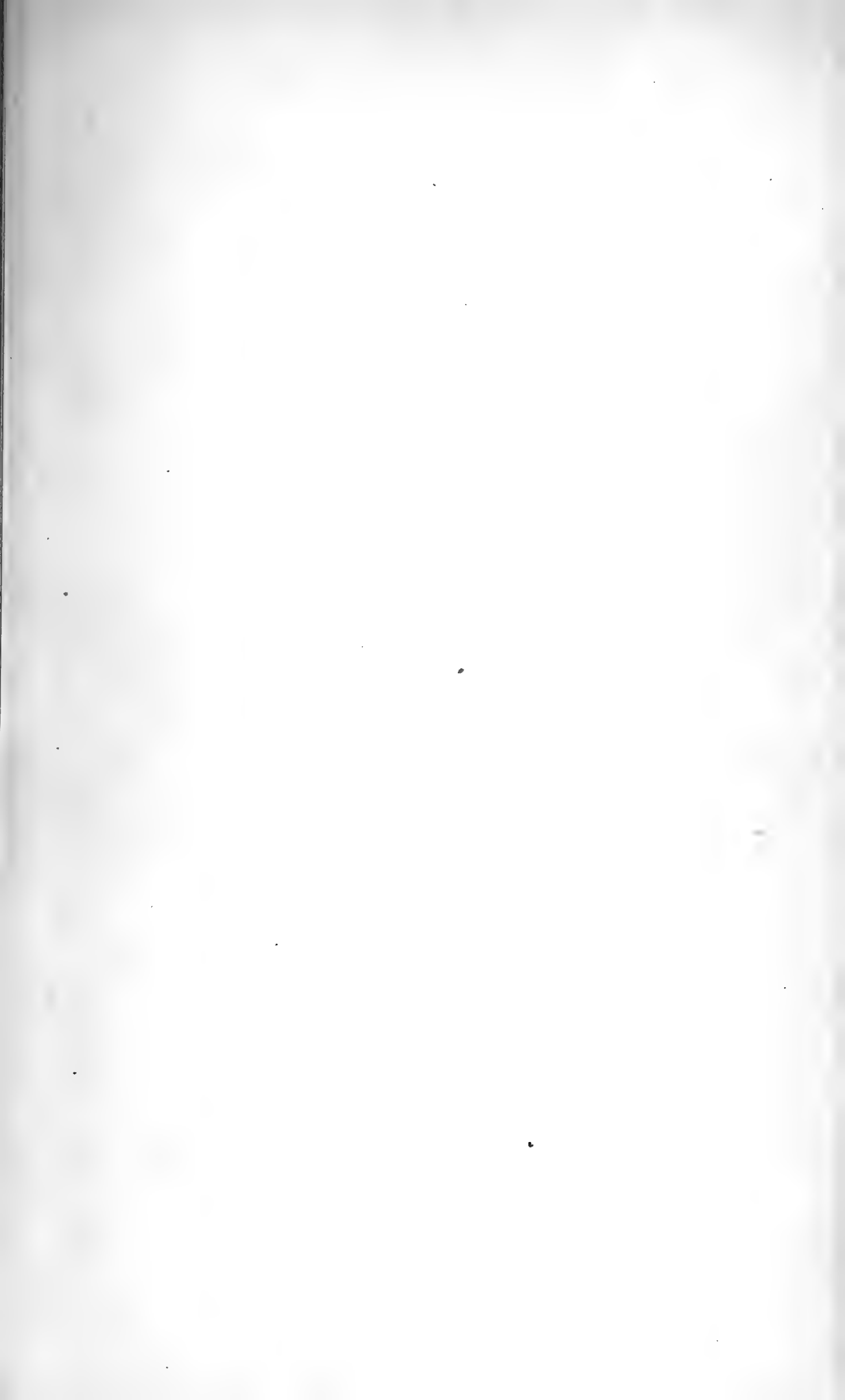


Fig. 2.

7







3 2044 106 263 031

